© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

Die Makroflora des Süßwassers: Immer noch ein lohnendes Forschungsthema

Peter Englmaier

Abstract: Freshwater macroflora: still a rewarding research topic Aquatic plants are exposed to and stressed by the characteristics of liquid water in many ways, thus they develop numerous adaptations to the steering factors of water life. These adaptations cover morphology, anatomy and physiology as well as reproduction biology and dispersal strategies. After a short outline of different classification approaches dealing with the freshwater flora, this review gives an overview of these adaptations and their ecological effects, discussing ecosystem services, areas, aspects of vegetation ecology, and the importance of vegetation in aquatic habitats for the appearance of landscapes and for the ecological quality of freshwater habitats in terms of the European water framework directory. The state of methodological treatment and some current research topics are highlighted as well.

Key words: Aquatic macrophytes; helophytes; adaptations to water life; vegetation; ecosystem services; landscape effects; European water frame directory.

Inhalt

1. Limnologie und Hydrobotanik: Einige Begriffsbestimmungen 314
2. Makrophyten, Helophyten, Hydrophyten und Hygrophyten: Verschiedene Gliederungsansätze 314
   2.1. Die Makrophyten 315
   2.2. Die Helophyten 315
3. Lebensräume, Lebensformen und Wuchsformen 315
4. Stressfaktoren in aquatischen Lebensräumen und Anpassungsstrategien der Pflanzen 319
   4.1. Anpassungsstrategien im stehenden Wasserkörper 320
      4.1.1. Anpassung an die Dichte 320
      4.1.2. Anpassung an mechanische Beanspruchung 320
      4.1.3. Anpassung an saisonale Effekte 320
      4.1.4. Anpassung an den die limitierte Nährstoffverfügbarkeit und den limitierten Konzentrationsausgleich von Nährstoffen 322
      4.1.5. Anpassung an die Redoxverhältnisse im Wurzelraum 323
      4.1.6. Anpassung an die Limitationen der Photosynthese 324
   4.2. Anpassungsstrategien im fließenden Wasserkörper 326
   4.3. Der Einfluss episodischer Wasserspiegelschwankungen 327
   4.4. Der Einfluss von Staunässe 329
   4.5. Der Einfluss des Windangriffes 329
5. Verbreitungsbiologie 330
   5.1. Überdauern der Propagulen am Standort 330
   5.2. Hydrochorie 330
   5.3. Nutzung von tierischen Vektoren 330
   5.4. Anthropogene Verbreitung 331
6. Areal- und vegetationskundliche Aspekte 332
7. Ökosystemleistungen 334
8. Bedeutung für das Landschaftsbild und die Gewässerqualität 337
9. Resümee 340
10. Literatur 340

Denisia **33**, zugleich Kataloge des oberösterreichischen Landesmuseums Neue Serie **163** (2014): 313-345

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

1. Limnologie und Hydrobotanik: Einige Begriffsbestimmungen

Limnologie, verstanden als Ökologie von Binnengewässern, repräsentiert den ersten interdisziplinären ökosystemaren Ansatz, indem sie von Beginn an Fachgebiete wie Hydrologie, Meteorologie, Klimatologie, Geographie, Geologie und Biologie zusammenführte, und sie ist damit auch der älteste ökologische Wissenschaftszweig überhaupt.

Bereits von ihren Anfängen an umfasste sie Flora und Fauna gleichermaßen: Schon 1850 untersuchte Louis AGASSIZ, der bekannte Ichthyologe und Glaziologe, die Hydrologie sowie die Pflanzen- und Tierwelt des Oberen Sees in der Nordamerikanischen Seenplatte. Die moderne Wissenschaftsgeschichte würde Agassiz gerne als „Universalgelehrten" bezeichnen, und dies scheint leider oft einen leicht geringschätzigen Unterton auszudrücken. Doch darf nicht vergessen werden, dass gerade Agassiz noch in heutiger Zeit mit seinen ichthyologischen Arbeiten besonders in der Paläontologie häufig zitiert wird, was bei etlichen heute tätigen Forschern durchaus Neid erwecken mag.

Als „Begründer der Limnologie" wird hingegen gerne François-Alphonse FOREL bezeichnet, tatsächlich gebrauchte er 1892 als erster den Begriff „Limnologie" in seiner Arbeit über den Genfer See. Noch heute betreibt die Universität Genf das Institut Forel. Etwa zur selben Zeit untersuchten SCHRÖTER & KIRCHNER (1902) bereits die aquatische Vegetation des Bodensees.

Viele abiotische und biotische Teildisziplinen der Limnologie haben in der Folge eigene Bezeichnungen entwickelt, so auch die „Hydrobotanik", begrifflich eingeführt 1955 von Fritz Gessner. Die gewässerbürtige Flora und damit das Arbeitsgebiet der Hydrobotanik im Sinne GESSNERS (1955, 1959) umfasst Algen (incl. Cyanobacteria), die ein eigenes Arbeitsgebiet, die Phycologie behandelt, ebenso wie Moose und Gefäßpflanzen, wie sie in diesem Artikel behandelt werden. Immerhin handelt es sich in Mitteleuropa, dem in diesem Artikel behandelten Gebiet, um etwa 200-300 Gefäßpflanzenarten, etwa 100 Moosarten, einschließlich mancher Arten, die auf die Spritzwasserzone beschränkt sind (CASPER & KRAUSCH 1980, 1981, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010).

Es ist auffällig, dass das wissenschaftliche Interesse an der gewässerbürtigen Flora und Vegetation heutzutage drastisch abgenommen hat. Vergleicht man etwa die Zahl der entsprechenden umfangreichen floristisch-taxonomischen Arbeiten zu Zeiten von ROßMANN (1854), RAUNKIÆR (1903), WILLIAMS (1908) oder HAGSTRÖM (1916), in weniger zurückliegender Zeit z. B. auch noch COOK (1966a), DAHLGREN & SVENSSON (1994), PRESTON (1995) und WIEGLEB & KAPLAN (1998) mit den heutigen Verhältnissen, wird man kaum eine Zunahme feststellen können. Hinsichtlich der seither enorm gestiegenen Gesamtzahl der in einschlägigen Fachzeitschriften erscheinenden botanischen Artikel ist der Anteil derer über die aquatische Flora hingegen längst unter jede Wahrnehmungsschwelle gefallen. Demzufolge ist die Kenntnis der Sippendifferenzierung und der Verbreitung von Makrophyten vielfach lücken- und mangelhaft und ist damit auch ein erheblicher Forschungsbedarf gegeben, will man Makrophyten als Qualitätsindikatoren für den Gewässerlebensraum nutzen.

Es ist nicht zu übersehen, dass in der heutigen Wissenschaftswelt mehr und mehr das Konkurrenzdenken überwiegt, demzufolge auch die Tendenz, Profile zu schärfen, Fachgebiete zu „modernisieren" oder zu „entstauben" (und sie damit einzuengen) und Bezeichnungen auch im Hinblick auf den Erwerb von Alleinstellungsmerkmalen zu wählen und zu gebrauchen, durchaus auch, und nicht selten ist das schädlich für die betreffende Disziplin und die Wissenschaft überhaupt. Natürlich ist davon weder die „Limnologie" noch die „Hydrobotanik" verschont geblieben. Es ist daher auch Aufgabe gerade solcher Übersichtsartikel, nicht nur den Stand des Wissens zu referieren, sondern auch die fachliche Breite einer ökologischen Disziplin wie der Limnologie (im Sinne einer umfassenden Freshwater ecology) und deren untrennbare Verbundenheit mit der Hydrobotanik zu betonen. Nicht zuletzt soll damit zu einer intensiven Beschäftigung mit der hochkomplexen Materie von Interaktionen der Biota untereinander und mit den spezifischen Gegebenheiten der Gewässerlebensräume angeregt werden – viele interessante Forschungsansätze harren noch ihrer Realisierung.

Die dazu notwendige Grundkenntnisse werden heute im aktuellen Lehrbuchangebot kaum noch zusammenhängend vermittelt, sie spannen eine weiten Bogen von der Kenntnis der aquatischen Flora selbst, der Pflanzenanatomie, -morphologie und -physiologie über ökologische Aspekte bis hin zu Hydrologie, Sedimentologie und Geomorphologie. Deshalb soll im folgenden ein kurzer, allgemeingültiger Abriss geboten werden.

2. Makrophyten, Helophyten, Hydrophyten und Hygrophyten: Verschiedene Gliederungsansätze

Die aquatische Makroflora besiedelt eine große Vielfalt an Standorten, die vom Wasser geprägt sind, vom freien Wasserkörper in Fließ- und Stillgewässern, deren Gewässersohle, Uferbereich und Verlandungszone bis hin zu häufig überschwemmten oder staunassen Geländesenken.

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

Der Pflanzenmorphologe erkennt unschwer, dass sich unter den wasserlebenden Gefäßpflanzen ausschließlich Taxa befinden, die sekundär ans Wasserleben angepasst sind, und er findet etliche Eigenschaften, z.B. die Ausbildung einer rudimentären Cuticula auch bei untergetauchten Wasserpflanzen. Dies wird auch durch die phylogenetische Forschung weitestgehend bestätigt (SAVOLAINEN et al. 2000, SOLTIS et al. 2000). Dem zufolge sind Elemente der aquatischen Makroflora über zahlreiche Pflanzenfamilien verteilt und in systematisch aufgebauten Pflanzenbestimmungsbüchern auch nicht an einer Stelle zusammengefasst.

Nach ihren Lebensraumeigenschaften hat sich hingegen schon früh eine erste grobe Gruppierung eingebürgert, die sich bereits bei IVERSEN (1936) andeutet, bei MÄKIRINTA (1978) wieder findet und wie sie etwa CASPER & KRAUSCH (1981) konsequent formulieren, und zwar in Makrophyten (IVERSENS „Limnophyten") und Helophyten (IVERSENS „Amphiphyten"). Erstere, die „Hydrophyten" im eigentlichen Sinn, sind im freien Wasserkörper entwickelte oder schwimmende Pflanzen, die höchstens ihre Blüten und Fruchtstände, aber nur ausnahmsweise Teile ihres Sprossystems über die Wasseroberfläche erheben (Abb. 1), letztere sind im Wasser wurzelnde, aber stets mit assimilierenden Sprossen, Blüten- und Fruchtständen über die Wasseroberfläche hinausragende Pflanzen. Ein für die letzteren oft synonym gebrauchter, aber durchaus weiter gehender Begriff wäre „Hygrophyten" (bedeutet eigentlich „an Feuchtstandorte angepasste Pflanzen"). Dies alles ist aber bloß eine zweckmäßige Gruppierung und hat nichts mit Pflanzensystematik zu tun.

2.1. Die Makrophyten

Der Begriff Makrophyten umfasst alle im Wasserkörper entwickelten Gefäßpflanzen, Moose und auch die Armleuchteralgen (Characeae), die im besten Fall mit einfachen feldbotanischen Hilfsmitteln ansprechbar und bis auf die Art bestimmbar sein sollten. Natürlich braucht es dennoch vielfach Spezialisten für bestimmte kritische Gruppen (z.B. *Potamogeton pusillus* agg. *Callitriche*, *Ranunculus* subgen. *Batrachium* sowie die Characeen, um nur einige Beispiele zu nennen). Diese Pflanzengruppe sollte damit hinreichend von den übrigen frei schwebenden oder anhaftenden Algen differenziert sein, die nur unter dem Mikroskop bestimmbar sind.

2.2. Die Helophyten

Hierunter werden Pflanzen verstanden, deren Wurzelwerk und Rhizome sowie Teile des Sprossystems sich unter Wasser befinden (mitunter können sie zeitweise und im vegetativen Zustand gänzlich im Wasserkörper überdauern), die sich aber regelmäßig mit einem Großteil ihres Sprossystems über die Wasseroberfläche erheben und auch nur dort zur Blüte gelangen. Hierzu gehören die Röhricht- und Seggenarten der Verlandungszone, aber auch viele andere, ein- und zweikeimblättrige Blütenpflanzen aus dieser Zone, etwa *Butomus umbellatus*, *Iris pseudacorus*, *Acorus calamus*, *Oenanthe aquatica*, sogar Schachtelhalme (*Equisetum fluviatile*) sind darunter.

Abb. 1: Blüten des Flutenden Wasserhahnenfußes (*Ranunculus fluitans*) im Kamp bei Wegscheid, 2001

3. Lebensräume, Lebensformen und Wuchsformen

Betrachtet man ein gängiges Pflanzenbestimmungsbuch, so findet man stets die bekannte Einteilung in Lebensformen (physiognomische Kategorien, besser Lebensformtypen) nach RAUNKIÆR (1905), modifiziert nach ELLENBERG & MÜLLER-DOMBOIS (1967), daneben meist irgendeinen Hinweis auf den aquatischen Lebensraum, z.B. in der Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol (FISCHER et al. 2008) die Bezeichnung „Wasserpflanze" (Hydrophyt).

Diese „Wasserpflanzen" sind allesamt krautige Pflanzen. Nach Lage der Überdauerungsknospen (dem Gliederungsprinzip von RAUNKIÆR) müsste man die ausdauernden Makrophytenarten und die Gesamtheit der Helophyten zu den Hemikryptophyten (meist Kriech-Hemikryptophyten) zählen, die saisonalen Arten, fast ausschließlich Makrophyten, zu den Therophyten (genauer Hydrotherophyten). Viele Arten darunter sind bloß fakultativ annuell, vor allem dann, wenn ihre jeweiligen Standorte trocken fallen oder durchfrieren. Eis ganz spezieller Fall mehrjähriger Lebensweise in saisonal unbesiedelbaren Lebensräumen

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

Abb. 2: Mesopleustophyten: Wasserschlauch (*Utricularia australis*), Sunzinger Au, Mühlheim am Inn, 2001.

ist die Ausbildung von Überwinterungsknospen (Turionen, Hibernakeln), wie das z.B. *Myriophyllum verticillatum* beherrscht. Die frei schwimmenden bzw. schwebenden, einjährigen und ausdauernden Arten gehören zu den erranten (beweglichen) Pflanzen.

Kaum jemand wendet jedoch diese Gliederungsprinzipien auf Wasserpflanzen an. Viel besser hat sich eine lebensraumbezogene Einteilung bewährt, die in ihren Grundzügen auf LUTHER (1949) zurückgeht und die auch die Anheftungsweise an das Substrat nach GAMS (1918) partiell berücksichtigt. In der Folge wurde sie vielfach übernommen: von WIEGLEB (1991), POTT & REMY (2000) und WETZEL (2001) bis zu ELLENBERG & LEUSCHNER (2010). SPENCE (1982) vereinfacht das System stark, er verwendet davon nur die Kategorien im Freiwasser und ergänzt sie mit einer Kategorie, in der die Algen zusammengefasst werden. HEJNY 1960 verwendet ein etwas abweichendes und umfangreicheres System, seine gebrauchten Begriffe haben sich aber nicht durchsetzen können, wohl weil sie nur unzureichend definiert worden sind (DEN HARTOG & SEGAL 1964)

Abb. 3: Acropleustophyten, stratiotide Wuchsform: Aufschwimmende Krebsschere (*Stratiotes aloides*) in einem Altwasser bei Orth an der Donau, 2012.

Demnach unterteilt man die Makrophyten in

- Besiedler des freien Wasserkörpers, also frei schwimmende oder schwebende Wasserpflanzen oder **Pleustophyten** (im weiteren Sinne nach SCHRÖTER & KIRCHNER 1902: 62, vgl. auch LUTHER 1949), darunter finden sich
  - unter Wasser frei schwebende Arten (**Mesopleustophyten**), die höchstens die Blüten über die Oberfläche erheben können, z.B. die Wasserschlaucharten (*Utricularia* spp.), doch auch die gänzlich untergetauchte Dreispitzige Wasserlinse (*Lemna trisulca*) oder das Teichlebermoos (*Riccia fluitans*) gehören hierher (Abb. 2).
  - an der Oberfläche frei schwimmende Arten (**Acropleustophyten**), z.B der Schwimmfarn (*Salvinia natans*) und die meisten Arten der Wasserlinsen (*Lemna* spp.). Der mitunter etwas verwirrende Begriff Pleustohelophyten wird mitunter für frei schwebende, im Wasser wurzelnde Arten gebraucht, die auch im Boden wurzeln können und oft auch in Schwingrasen auftreten wie *Calla palustris* oder *Comarum palustre*. Er hat sich aber nicht durchsetzen können (Abb. 3).
- Wasserpflanzen, die im Substrat wurzeln (**Rhizophyten**, benthische oder eigentliche Hydrophyten) und die nur ausnahmsweise auf nassem Erdreich überdauern, bisweilen aber spezielle Landmodifikanten entwickeln können (einige *Ranunculus*-Arten, *Potamogeton natans*)(Abb. 4, 5). Dazu gehören
  - **gänzlich untergetauchte Pflanzen**, die unter Wasser assimilieren und dort auch ihren gesamten Gasaustausch bewerkstelligen. Dazu gehören viele Laichkräuter, Nixenkrautgewächse, die Tausendblattarten und einige Wasserhahnenfußarten, und als Neophyten die Wasserpestarten, sowie das Quellmoos und die Armleuchteralgen.
  - Pflanzen, die im voll entwickelten Zustand teils über, teils unter Wasser assimilieren: großteils Schwimm- und **Schwimmblattpflanzen** wie Seerosengewächse, das Froschbisskraut, das

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

schwimmende Laichkraut, die Wassersternarten (*Callitriche* spp.), der Tannenwedel (*Hippuris vulgaris*) sowie schwimmblattbildende (verschiedenblättrige) Wasserhahnenfußarten. Bei letzteren ist es nicht immer leicht und eindeutig möglich, sie einer bestimmten Kategorie zuzuweisen: viele dieser Arten bilden Schwimmblätter nur fakultativ, können also auch ohne diese zur Blüte und Fruchtreife kommen, z. B. der Salzwasser-Hahnenfuß (*Ranunculus baudotii*) .

Die Helophyten kann man weiter unterteilen in

- **Uferpflanzen** (litorale Helophyten), das sind Pflanzen, die an häufige Überstauung angepasst sind und zu denen nicht nur die Pflanzen der Röhrichtzone, sondern auch die Erstbesiedler der unbewachsenen Uferzone, z.B. der Schlammling, *Limosella aquatica*) zählen (Abb. 6). Unter diesen lässt sich weiter unterscheiden:
  - Eine Gruppe davon kann **unter Wasser assimilationsfähig** bleiben, dazu gehören einige Röhrichtarten, die weit in verlandende Stillgewässer vordringen können, wie die Gewöhnliche Teichbinse (*Schoenoplectus lacustris*) und der Teich-Schachtelhalm (*Equisetum fluviatile*), aber auch Arten am Fließgewässerufer wie das Kriechende Straußgras (*Agrostis stolonifera*). Hier sollten auch diejenigen Arten angeschlossen werden, die neben einer Lebensweise als vegetative Rhizophyten im freien Wasser (und die somit häufig zu den Makrophyten gezählt werden) nicht nur ihre Blüten- und Fruchtstände über das Wasser erheben, sondern auch genauso häufig den litoralen Lebensraum besiedeln und zur Gänze auf feuchtem Erdreich gedeihen, blühen und fruchten. Man fasst diese gelegentlich als Amphiphyten zusammen (Abb. 7-9).
  - Viele Arten können jedoch nur **über Wasser assimilieren**, ihre Blätter sterben bei längerer

Abb. 4: Schwimblattpflanzen: Der Wasserknöterich (*Polygonum amphibium*) in einem kleinen See am Lavazejoch, Trentino-Südtirol, 2014.

Abb. 5: Emerse Blütenstände des Quirlblättrigen Tausendblattes (*Myriophyllum verticillatum*) in einem Grundwassergraben bei Scheifling, Murtal, Steiermark, 2014.

Abb. 6: Schlickpioniere: Das Braune Zypergras (*Cyperus fuscus*) bei Markthof an der March, 2011

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

Abb. 7: Amphiphyten: Bei höheren Wasserständen überfluteter Rohrglanzgrasbestand (*Phalaris arundinacea*). Untere Antiesen, 2001.

Abb. 8: Amphiphyten: Die Berle (*Berula erecta*) in der Fischa bei Pottendorf, 2011.

Abb. 9: Amphiphyten: Die Bachbunge (*Veronica beccabunga*) an der Walster beim Hubertussee, Niederösterreich, 2011.

Überstauung ab. Dazu gehören die meisten Röhrichtarten wie etwa das Schilf (*Phragmites australis*).

- **Sumpfpflanzen** (eigentliche Helophyten): der Wurzelboden ist für Wochen oder Monate pro Jahr nicht vom Wasser bedeckt (emerse Pflanzen); sie können aber lange Überflutungen ertragen. Sie vermitteln bereits zu den Landpflanzen(Abb. 10). Dennoch können manche von ihnen mit Ausläufern weit in den freien Wasserkörper hinaus wachsen und auf diesem als Schwingrasen schwimmen (Pleustohelophyten) .

Abb. 10: Helophyten: Die Schwanenblume (*Butomus umbellatus*) in einer Altarm-Verlandungszone, Markthof an der March.

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

- Eine weitere Gruppe bilden die **Pflanzen der Spritzwasserzone**, überwiegend Moose. Als Überbegriff für solche Pflanzen, die am Substrat haften, aber dieses nicht durchwurzeln (die haftenden oder adnaten Pflanzen nach GAMS 1918), wurde „Haptophyten" vorgeschlagen (LUTHER 1949), hierzu gehören die mit ihren Rhizoiden auf Hartgründen haftenden Moose, sowohl makrophytische (z.B. *Fontinalis antipyretica*) als auch die Besiedler der Spritzwasserzone. Durchsetzen konnte sich dieser Begriff aber nicht.

DU RIETZ (1921, 1930) hat im Gegensatz dazu ein System von Wuchsformen vorgestellt, das auf typischen Gattungen fußt und diese als Eigenschaftswort mit der Endung -id darstellt (z.B. „nymphaeid" für die Wuchsform wurzelnder Schwimmblattpflanzen). DEN HARTOG & SEGAL (1964) haben dieses System auf insgesamt 11 Wuchsformen erweitert, die nun als Hauptwörter („Nymphaeids") gebildet werden, so finden sich etwa die Mesopleustophyten durch die „Ceratophyllids" und die „Ricciellids", die Acropleustophyten durch die „Hydrocharids", die „Stratiotids" und die „Lemnids" vertreten. Dieses typologisch klar definierte System war wenig verbreitet, wurde in der Folge aber durchaus sinnvoll für regionale Studien adaptiert (MÄKIRINTA 1978, welcher die Begriffe „Lebensform" und „Wuchsform" weitgehend synonym gebrauchte) und auch für die Vegetationsgliederung eingesetzt (PASSARGE 1992, 1994, 1996). Eine massive Ausweitung erfuhr es durch HUTCHINSON (1975), der auch, wie später SCHUYLER (1984) versucht, das lebensraum- und wuchsformbezogene System zusammenzuführen. Die Ausweitung bedingte aber die Einführung einiger weiterer und bisweilen mangelhaft (und nicht im Sinne von DU RIETZ) definierter Wuchsformengruppen, von denen sich bestimmte, allerdings in ganz anderem Kontext, schon bei THUNMARK (1931) finden, z.B. „Herbiden" (also „Kräuter", was allein angesichts der Tatsache, dass alle Wasserpflanzen iwS. krautig sind, dieses an sich einfach handhabbare System aus der Sicht des Fachbotanikers nur unnötig kompliziert erscheinen lässt). WIEGLEB (1991) unterscheidet schließlich 20 Wuchsformen. Neuerdings findet sich dieses ausgeweitete System wieder, z.B. in etlichen Publikationen von VAN DE WEYER (VAN DE WEYER & SCHMIDT 2007; GUTOWSKI et al. 2011). Vielfach erweckt es den Eindruck, dass die meisten im Laufe der Zeit hinzugefügten Kategorien mehr verwirren als sie vermeintlich nützen. SEGAL (1970) sowie CASPER & KRAUSCH (1980, 1981) verzichten konsequenterweise auf diese Wuchsformengruppen.

Da es durchaus Übergangsformen gibt, wie am Beispiel der litoralen Helophyten gezeigt wurde, ist auch zu hinterfragen, ob zur Abgrenzung zwischen den aquatischen, semiaquatischen und terrestrischen Lebensräumen allein die Feuchtezahlen nach ELLENBERG et al. (1991) herangezogen werden sollen. Schon WIEGLEB (1991) hält eine exakte Trennung zwischen Land- und Wasserpflanzen nicht für möglich, noch viel unschärfer können Grenzen zwischen den einzelnen Lebensraumtypen gezogen werden.

Überhaupt stellt sich die Frage, wie mit Pflanzenarten umgegangen werden soll, die als litorale Helophyten durchaus landbewohnend auftreten, aber auch als Makrophyten überleben können und ihre Wuchsform dem entsprechenden saisonalen Änderungen unterliegt, etwa wenn es zu Wasserspiegelschwankungen kommt, wie z.B. das Ausläufertreibende Straußgras, *Agrostis stolonifera*. Die hier gewählte pragmatische Vorgangsweise ist es, die Definition der litoralen Helophyten entsprechend zu erweitern.

Doch selbst die Begriffe wurden nicht immer einheitlich und vielfach synonym gebraucht, oft fehlt eine klare Begriffsabgrenzung zwischen Wuchsform und Lebensform. Auch der Begriff „ökomorphologisch", den MÄKIRINTA 1978 für sein Lebensformensystem einführt und damit die Morphologie der Pflanzen ansprach, wurde später in ganz anderem, geomorphologischen Sinn gebraucht (WERTH 1987). Wie sich immer wieder zeigt, ist in der Biologie und Ökologie faktisch kein System perfekt und nicht weiter verbesserungsfähig.

4. Stressfaktoren in aquatischen Lebensräumen und Anpassungsstrategien der Pflanzen

Die Eigenschaften des Wassers, sowohl im freien Wasserkörper als auch im staunassen Boden bedingen Belastungen für die Pflanzen und erfordern spezielle Anpassungsstrategien, können aber auch manche Vorteile bieten: So sind die Pflanzen keinem Wasserstress ausgesetzt. Unter Wasser entwickelte Pflanzenteile benötigen daher keinen Schutz vor Austrocknung, die bekannten Schutzmechanismen von Landpflanzen wie die Entwicklung einer Cuticula oder einer dichten Behaarung werden also reduziert.

Der Lebensraum wird vor allem durch das im Vergleich zur Atmosphäre etwa 1000 mal so dichte Medium Wasser geprägt. (998, 203 kg/m³ vs. 1,204 kg/m³ bei 20°C auf Meeresniveau).

Das dichtere Medium verursacht auch eine im Vergleich zur Atmosphäre um bis zu 4 Größenordnungen höhere Lichtextinktion, also die Abschwächung eines eindringenden Lichtstrahles durch Wechselwirkung (Reflexion, Streuung und Absorption) mit den Teilchen des Mediums, und diese ist zudem stark wellenlän-

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

genabhängig: Rotes Licht wird deutlich stärker gedämpft als blaues, weshalb uns die Umgebung unter Wasser bläulich erscheint. Zudem bewirken manche kolloidal gelösten Stoffe (Huminsäuren in sog. dystrophen Gewässern, etwa Moorseen und Moorabflüsse) und die Schwebstoffracht zusätzliche Lichtstreuungseffekte und damit ein noch ungünstigeres Lichtklima. Der Lichtgenuss der Pflanzen an ihrem aquatischen Standort hängt aber auch vom Lichtzutritt auf die Wasseroberfläche ab: die Beschattung durch Ufergehölz mindert diesen, besonders bei Kleingewässern, beträchtlich.

Wasser hat ausgezeichnete Lösungseigenschaften für polare bzw. ionische Feststoffe, unter denen sich praktisch alle Pflanzennährstoffe finden, jedoch ein sehr geringes und zudem stark temperaturabhängiges Löslichkeitspotential für Gase, ist also für den freien Gasaustausch bei der Photosynthese sehr hinderlich.

Der Wärmeaustausch im wässrigen Medium ist limitiert und es kommt rasch zu temperaturabhängiger Schichtung eines Wasserkörpers, was eine Durchmischung durch Konvektion verhindert und den Stoffaustausch auf die vergleichsweise langsamen Diffusionsvorgänge beschränkt, hier können Überfluss und Mangel, besonders an gelösten Gasen, leicht auftreten. Bloß das im gemäßigten Jahreszeitenklima höchstens zweimal im Jahr auftretende Konvektionsereignis (Frühjahrs- und Herbstzirkulation) hebt diese Schichtung auf und sorgt für effizienten Konzentrationsausgleich an gelösten Stoffen. Zudem bewirkt die bekannte Dichteanomalie des Wassers das Gefrieren an der Oberfläche, eine sich dort bildende Eisschichte kann den Gasaustausch mit der Atmosphäre noch weiter behindern.

Aquatische Kleinbiotope tendieren fallweise zur Austrocknung, können also nur von Makrophytenarten besiedelt werden, die fakultatives Trockenfallen tolerieren bzw. sogar morphologische Anpassungen an das Landleben entwickeln können. Besonders ausgeprägt tritt dies bei manchen Hahnenfuß- (*Ranunculus-*) Arten auf, so kann der Schildblättrige Wasserhahnenfuß (*Ranunculus peltatus*), sowohl auf die Unterwasser- als auch auf Schwimmblattphase folgend eine Landmodifikante mit starren Blättern, ähnlich den Unterwasserblättern ausbilden, bei neuerlicher Überflutung als Folgeblätter jedoch wieder, je nach Überstauungshöhe Schwimm- oder gar Unterwasserblätter bilden (Abb. 11-15).

Bewegte Medien bedingen zusätzliche Stressfaktoren: Der Angriff der fließenden Welle setzt die Makrophytenvegetation von Fließgewässern besonderen Belastungen aus. Oft übersehen wird aber auch die Belastung des Wellenschlages, die ähnliche Auswirkungen hat und durch den Windangriff über größere freie Wasserflächen bewirkt wird (HOMORÓDI et al. 2012). Doch auch der direkte Windangriff kann das Uferröhricht starken Belastungen aussetzen.

Weitere Stressfaktoren ergeben sich aus wechselnden Wasserständen, die als Hochwasserereignis in Fließ- und Stillgewässern oder bei stetigem, gerichteten Windangriff an großen Stillgewässern auftreten können.

4.1. Anpassungsstrategien im stehenden Wasserkörper

Stillgewässer können mitunter sehr große Tiefen erreichen. Für die pflanzliche Besiedelung hat das folgende Auswirkungen:

4.1.1. Anpassung an die Dichte

Die Dichte des Mediums selbst hat faktisch keine Auswirkungen auf Makrophyten im Freiwasserkörper, da sie ihre Tauchtiefe nicht ändern und damit keinen Schwankungen des hydrostatischen Druckes ausgesetzt sind.

4.1.2. Anpassung an mechanische Beanspruchung

Solche Belastungen, z.B. durch Horizontalströmungen oder durch den Wellenschlag sind nicht die Regel und können zarte, wurzelnde Pflanzen stark beschädigen sowie errante Pflanzen verdriften, so findet man an größeren Stillgewässern regelmäßig Spülsäume, durch die sich auch der bloß floristisch interessierte Botaniker Einblick in die Vegetation des vom Ufer aus schwer zugänglichen und schwer einsehbaren Freiwasserraumes verschaffen kann.

Die Anpassungen an solche Verhältnisse können so weit gehen, dass etwa der Salzwasser-Hahnenfuß (*Ranunculus baudotii*), eine an sich schwimmblattbildende Art, die vorzugsweise Brackwasser-Lebensräume besiedelt, in den Haffseen der Ostseeküsten als Anpassung an den starken Wellenschlag stets nur schwimmblattlos auftritt und in diesem Zustand ihren gesamten generativen Lebenszyklus absolvieren kann. Diese Form wurde in Unkenntnis dieses Umstandes sogar als eigene Art (*Raununculus marinus*) beschrieben. Das Kammlaichkraut (*Potamogeton pectinatus*), eine andere, potentiell salztolerante Art, die in solchen Habitaten vorkommen kann, ist dank ihrer filamentösen Beblätterung von vornherein ausreichend widerstandsfähig gegenüber Wellenschlag (KOCH 2001).

4.1.3. Anpassung an saisonale Effekte

Im Gegensatz zu den weit überwiegend ausdauernden Helophyten sind die Besiedler des freien Wasserkörpers in Zonen ausgeprägten Jahreszeitenklimas gerade in Stillgewässern auf spezielle Anpassungen zur Überdaue-

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

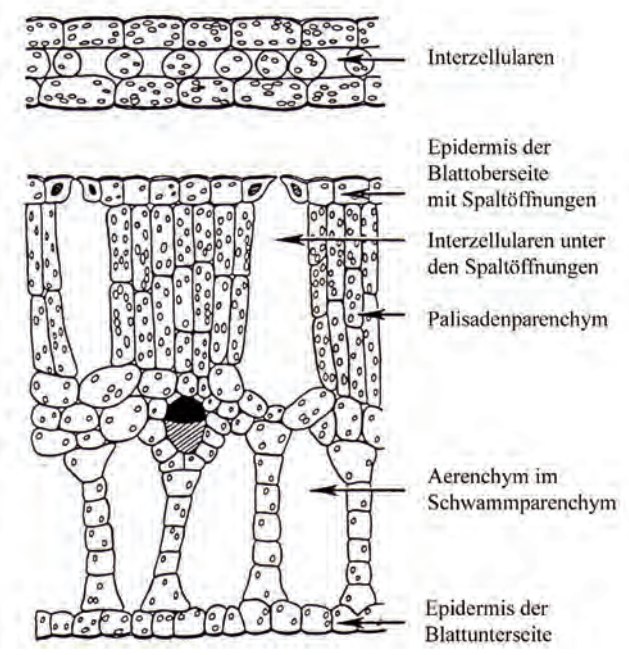


Abb. 11: Heterophyllie: Querschnitte von Unterwasser- (oben) und Schwimmblatt (unten) des Knotenlaichkrautes (*Potamogeton nodosus*). Strichzeichnung: H. Streitberg 1952, 1954, Beschriftung ergänzt.

Abb. 12: Der Schildblättrige Wasserhahnenfuß (*Ranunculus peltatus*), Schwimmblatt- und Landmodifikante im Detail. Zwettlbach bei Damreith, Mühlviertel, Oberösterreich, 2012.

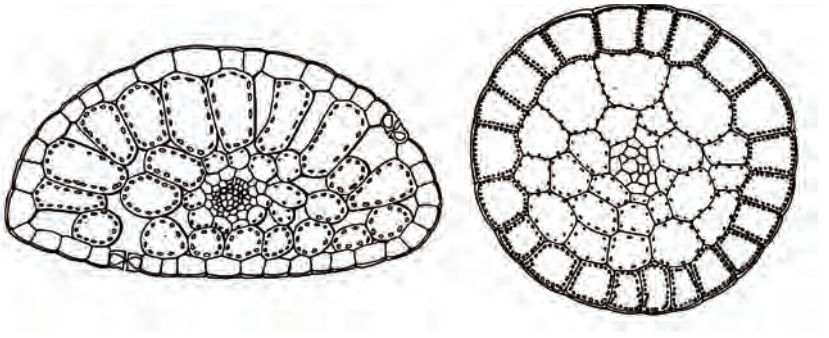


Abb. 13: Toleranz gegen Trockenfallen: Abschnitte der Unterwasserblätter nahe verwandter Wasserhahnenfüße; Spreizender Wasserhahnenfuß (*Ranunculus circinatus*) mit steifem Bau, gut ausgebildeter Epidermis und rudimentären Spaltöffnungen, toleriert fakultatives Trockenfallen (links); Flutender Wasserhahnenfuß (*Ranunculus fluitans*) mit flexiblem Bau (rechts), stirbt allerdings beim Trockenfallen ab. Historische Strichzeichnung aus G. Hegi, Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. 3, 1912.

Abb. 14: Landmodifikanten: Das Schwimmende Laichkraut (*Potamogeton natans*) und der Schildblättrige Wasserhahnenfuß (*Ranunculus peltatus*) im Forstteich bei Zwettl, 2011

Abb. 15: Landmodifikanten: Rions Wasserhahnenfuß (*Ranunculus rionii*) bei Markthof an der March, 2011.

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

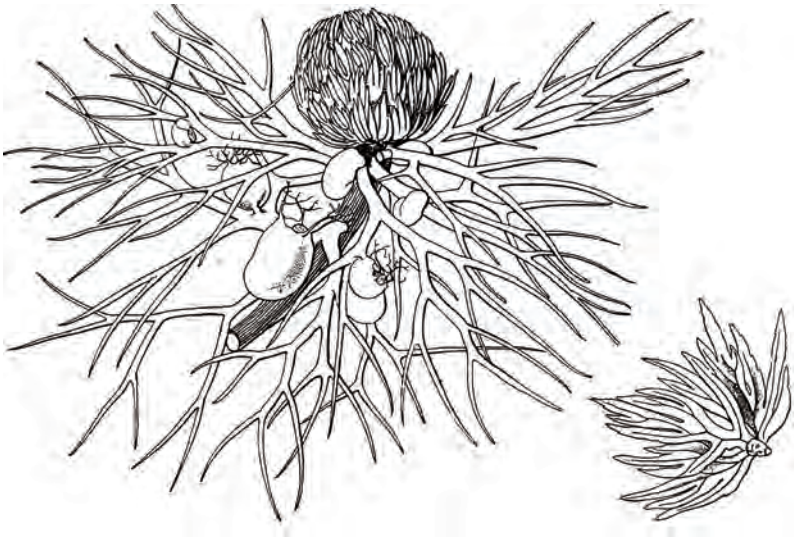


Abb. 16: Überwinterung: Gewöhnlicher Wasserschlauch (*Utricularia vulgaris*), Überwinterungsknospe (Turio, Hibernakel) und ein Hüllblatt daraus. Historische Strichzeichnung aus G. HEGI, Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. 1, 1906.

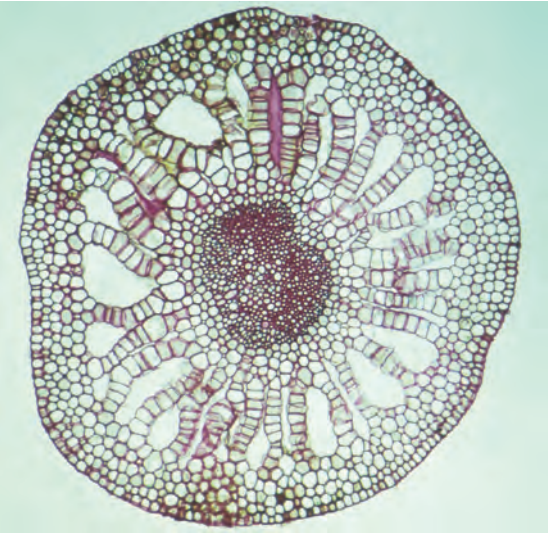


Abb. 17: Stengelquerschnitt des Wasserschlauches (*Utricularia vulgaris*) mit reduziertem und weitgehend funktionslosem Leitbündelstrang.

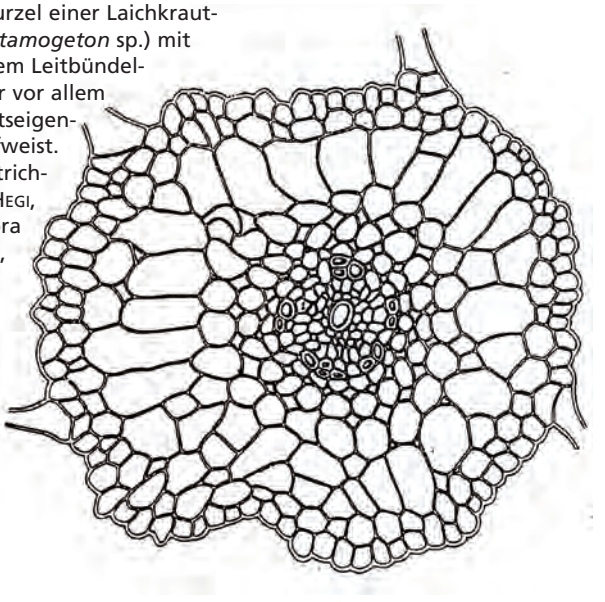


Abb. 18: Wurzel einer Laichkrautart (*Potamogeton* sp.) mit reduziertem Leitbündelstrang, der vor allem Zugfestigkeitseigenschaften aufweist. Historische Strichzeichnung aus G. HEGI, Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. 1, 1906.

rung der winterlichen Kälteperiode angewiesen. Dabei kommen in Frage:

- die **fakultativ einjährige Lebensweise**: Die Bestände vieler potentiell ausdauernder Makrophyten brechen bereits im Spätsommer zusammen und diese Arten überwintern dann an solchen Standorten im Samenstadium (Wasserhahnenfußarten, z.B. *Ranunculus trichophyllus* und *R. peltatus*). Die Zusammensetzung solcher Bestände kann über mehrere Jahre hin stark variieren.
- die Ausbildung von speziellen **Überwinterungsknospen** (Turionen, Hibernakeln), die im Herbst gebildet werden, unter der Eisdecke überwintern und zum Frühjahrsaustrieb wiederum an die Wasseroberfläche aufsteigen (WEBER & NOODEN, 2005). Aufgrund der Akkumulation verschiedener Stoffwechselprodukte sind sie vor Durchfrieren geschützt und können die Winterruhe sogar eingefroren in einer Eisdecke überdauern (der Wasserschlauch, *Utricularia vulgaris* oder das Quirlblättrige Tausendblatt, *Myriophyllum verticillatum*) (Abb. 16).
- eine ausgeprägte **Vegetationsruhe im Rhizomstadium**. Durch die weitgehende Reduktion der Vitalfunktionen bleibt der Sauerstoffmangel im Wurzelraum nahezu folgenlos (viele ausdauernde Laichkrautarten, z.B. *Potamogeton pectinatus*, die Seerose, *Nymphaea alba* und die Teichrose, *Nuphar lutea*).

4.1.4. Anpassung an die limitierte Nährstoffverfügbarkeit und den limitierten Konzentrationsausgleich von Nährstoffen

Untergetauchte Pflanzen können keinen Transpirationswasserstrom aufbauen und sind damit zur Verteilung der Nährstoffe im gesamten Sprossystem allein auf Diffusionsphänomene angewiesen. Die langsame Diffusion gelöster Stoffe erfordert eine starke Vergrößerung der spezifischen Oberfläche, um den Stoffaustausch zwischen Pflanze und Wasserkörper zu optimieren, dies gilt für den Austausch gelöster Feststoffe (Nährstoffe) ebenso wie für den Austausch gelöster Gase (Kohlendioxid und Sauerstoff), was in den folgenden Abschnitten behandelt wird. Besonders betroffen davon sind die Mesopleustophyten (Abb. 17).

Die Verfügbarkeit bestimmter Pflanzennährstoffe, allen voran von Phosphat, ist im freien, stehenden Wasserkörper weitgehend durch dessen chemische Eigenschaften bestimmt. In alkalischem Milieu bildet sich unlösliches tertiäres Calciumphosphat, das sedimentiert. Nur in schwach sauren bis neutralen Gewässern ist ausreichend Phosphat als etwas besser lösliches sekundäres Calciumphosphat vorhanden. Phosphat ist somit meist der für das Pflanzenwachstum limitierende Faktor. Um dieses konkurrieren die Makrophyten vorwiegend mit Planktonalgen. Letztere können auf Nährstoffver-

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

fügbarkeit rascher reagieren. Sind am Standort nicht bereits Makrophytenbestände gut etabliert, werden sie daher den Algen meist unterliegen und es kommt zu einer Algenblüte, die durch die starke Trübung des Wasserkörpers und den dadurch verminderten Lichtgenuss ein Makrophytenwachstum vollends unterbinden kann, soferne nicht zuvor das Phosphatangebot erschöpft ist. Auch Fische können über Fraßdruck und Exkrementation auf dieses diffizile Gelichgewicht einwirken (BRÖNMARK & WEISNER 1992). Unter Phosphatmangelbedingungen können Mykorrhizen die Phosphataufnahme von Makrophyten erhöhen und diesen dadurch einen Konkurrenzvorteil verschaffen (WIEGAND & STEVENSON 1997). Doch auch die Pflanzen selbst beeinflussen die Milieubedingungen und damit die Verfügbarkeit von Phosphat, wie Beobachtungen, etwa von HORPPILA & NURMINEN (2003) zeigen: die Photosynthese führt zum Rückgang der Menge gelösten Kohlendioxid im Wasser, was wiederum das Karbonat-Puffersystem beeinflusst und sowohl den Wasserkörper alkalisch werden lässt, als auch zur sog. biogenen Kalkausscheidung führt. Hierdurch vermindert sich die Verfügbarkeit von Phosphat, nicht allein durch die steigende Alkalinität, sondern auch durch die Copräzipitation mit dem gefällten Kalk. Umgekehrt kann dieser Effekt erst wieder durch das Überwiegen von Destruenten werden, die durch einen Anstieg der CO_2-Konzentration die Acidität erhöhen und eine Rücklösung von Phosphat aus dem Sediment bewirken.

Wurzelnde Pflanzen können hingegen einen Gutteil ihres Nährstoffbedarfes über das Wurzelwerk direkt aus dem Sediment aufnehmen, die submersen Makrophyten unter ihnen sind aber ebenso durch die trägen Diffusionsvorgänge im Stofftransport beschränkt. Erst Schwimmblattpflanzen oder emerse Pflanzen, die einen Transpirationswasserstrom aufbauen, können den Wurzelraum als Nährstoffquelle effizient nutzen, trotz der Sauerstoffarmut im Wurzelraum (BRÄNDLE & CRAWFORD 1987) (Abb. 18).

Anatomisch sind submerse Makrophyten also gekennzeichnet durch Oberflächenvergrößerung, die auf zwei Wegen erreicht werden kann, entweder durch zarte Blätter mit großen Laminae (z.B. das Spiegelnde Laichkraut, *Potamogeton lucens*) oder durch starke Zerteilung der Blätter unter sukzessiver Reduktion der Laminae auf die Blattnervatur, woraus etwa die fädigen Unterwasserblätter der Tausendblatt- oder Wasserhahnenfußarten resultieren. Die Gewebe werden stets durch weitlumige Zellen mit großen Interzellularräumen aufgebaut. Die Leitelemente sind stark reduziert, in Blattabschnitten findet sich stets bloß ein zentrales Gefäßbündel (Abb. 19, 20).

Abb. 19: Fädige Unterwasserblätter: Blühendes Tausendblatt (*Myriophyllum verticillatum*) in einem Grundwassergraben bei Scheifling, Steiermark, 2014.

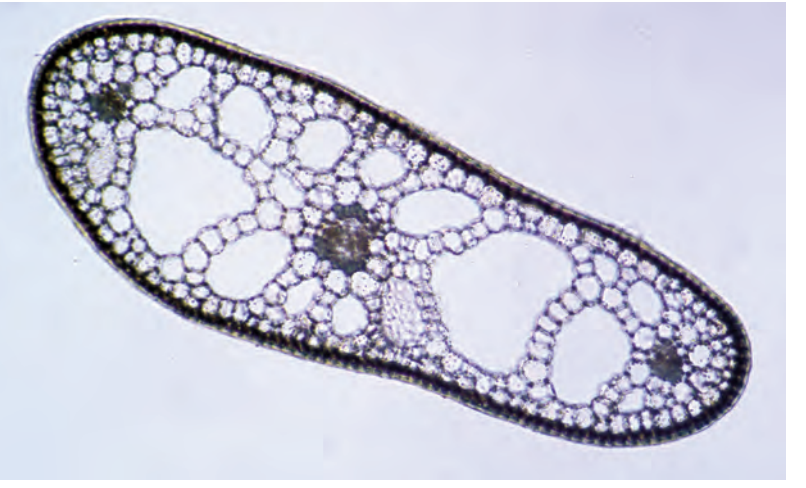


Abb. 20: Fädige Unterwasserblätter: Blattquerschnitt des Kammlaichkrautes (*Potamogeton pectinatus*) Mikrofoto, G. A. Janauer.

4.1.5. Anpassung an die Redoxverhältnisse im Wurzelraum

In Stillgewässern wird überwiegend Feinmaterial sedimentiert, das je nach Gewässertyp einen hohen Anteil organischer Substanzen aufweisen kann. Dieses diffusionshindernde Material führt rasch zu Sauerstoffmangel und damit zu stark reduzierenden Bedingungen im Sedimentkörper. Das Wurzelwachstum von Rhizophyten kann dadurch stark gehemmt oder überhaupt unterbunden werden. Zur Sauerstoffversorgung des Wurzelraumes und damit zur Aufrechterhaltung der Wurzelatmung, ohne die der Energiebedarf für das Wurzel- und Rhizomwachstum nicht abzudecken ist, haben

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

viele emerse und amphibische Pflanzen in ihren Stengeln Aerenchyme (Luftgewebe mit weitlumigen Interzellularen) entwickelt oder nutzen die Stengelhöhlung, um den Gasaustausch (Zustrom von Sauerstoff, Entweichen von CO_2) mit dem Wurzelraum zu ermöglichen (Abb. 21-25).

4.1.6. Anpassung an die Limitationen der Photosynthese

Die Ausdehnung der euphotischen Zone, also desjenigen Wasserkörpers, in dem Photosynthese für Makrophyten möglich ist, hängt nicht nur von der Wassertiefe, sondern auch in beträchtlichem Ausmaß von der Beschaffenheit des Wasserkörpers ab: In einem klaren Gebirgssee kann sie bis über 20 m Wassertiefe reichen, in einem Augewässer mit hoher Trübefracht reicht sie mitunter nicht einmal bis zu einem halben Meter. In Stillgewässern können sich Schwebstoffe auf dem Pflanzenkörper absetzen. Zudem bewirkt der Gasaustausch bei der Photosynthese eine lokale Erhöhung der Alkalinität, verbunden mit Ausfällung von Kalkkrusten an der Pflanzenoberfläche. Beide Effekte dämpfen die photosynthetisch nutzbare Einstrahlung noch weiter. Untergetauchte Pflanzen sind also prinzipiell Schwachlichtpflanzen, die durch Oberflächenvergrößerung und Chlorophyllanreicherung (BARKO & FILBIN 1983) dieses Manko zu kompensieren versuchen.

Die Photosynthese im aquatischen Milieu wird weiter limitiert durch die Verfügbarkeit von gelöstem Kohlendioxid. Die träge Diffusion, zusammen mit den in Makrophytenbeständen generell sehr geringen Horizontalströmungen (LOSEE & WETZEL 1993) reicht hier schon aus, um in dichten Beständen die Photosynthese untertags einbrechen zu lassen, wenn die Speichermöglichkeiten für die Produkte der Lichtreaktion erschöpft sind und Kohlendioxid für deren Abarbeitung in der Dunkelreaktion fehlt (JONES et al. 1996). In faktisch jedem experimentellen Ansatz zeigte sich, dass das geringe CO_2-Angebot stärker limitierend auf die Photosyntheseleistung wirkt als das verfügbare Licht (MADSEN & MABERLY 1991).

Vorkonzentrationsmechanismen für CO_2 im Gewebe („carbon concentration mechanisms", CCM) können also für Makrophyten durchaus von Vorteil sein. Dieser Effekt wird gewöhnlich wie bei Landpflanzen erreicht, indem ein anderes CO_2-fixierendes System (nämlich Phosphoenolpyruvat, PEP, mit dem Enzym Phosphoenolpyruvat-Carboxylase, PEPC) dem primären CO_2-Fixierungssystem (Ribulose-1,5-bisphosphat mit dem bekannten Enzym Ribulose-1,5-bisphosphat-Carboxylase, RUBISCO) vorgeschaltet wird. Ersteres System ist geläufig als C4 (nach dem Primärprodukt Oxalacetat, einem Molekül mit 4 Kohlenstoffatomen) oder CAM („crassulacean acid metabolism", auch als „diurnaler Säurerhythmus" bekannt), letzteres System ist geläufig als C3 (nach dem Primärprodukt Glycerinaldehyd-3-phosphat, einem Molekül mit 3 Kohlenstoffatomen). Diese Mechanismen sind energieaufwändig (RAVEN & LUCAS 1985), muss doch stets ein weiterer CO_2-Fixierungsweg vorgeschaltet werden, der ausschließlich der Vorkonzentration von CO_2 in den photosynthetisierenden Geweben dient, denn die PEPC-Reaktion führt für sich allein unweigerlich in eine physiologische Sackgasse, aus den gebildeten Produkten (Oxalacetat, Malat) wird daher wiederum CO_2 frei gesetzt, denn sie können nicht direkt in den Kohlenhydratstoffwechsel eingespeist werden.

Diese Mechanismen treten in Makrophyten allerdings etwas modifiziert auf: *Eleocharis*-Arten und Poaceen entwickeln die anatomischen Merkmale des C4-Weges, nämlich den sog. „Kranztyp" (räumliche, zelluläre Trennung der beiden CO_2-fixierenden Systeme) in emersen Pflanzenteilen (BOWES et al. 2002), in ständig submersen Pflanzenteilen, wie etwa bei *Egeria densa* oder bei *Hydrilla verticillata* zeigt sich dieses Merkmal aber nicht und die beiden Carboxylierungswege laufen in einer Zelle, kompartimentiert zwischen Cytoplasma und Chloroplasten ab. Sie werden überdies nur nach Bedarf (bei CO_2-Mangel und hoher Temperatur des Wasserkörpers) aktiviert (BOWES et al. 2002). Auch über CAM-ähnliche Stoffwechselwege (also zeitliche Trennung der beiden CO_2-fixierenden Systeme) ist berichtet worden, schon 1983 an *Isoetes howellii* (KEELEY et al. 1983), später bei *Isoetes lacustris* oder *Littorella uniflora* (MABERLY & MADSON 2002a). *Isoetes*- Arten können sogar sedimentbürtiges CO_2 über ihre Aerenchyme für die Photosynthese nutzen (MADSEN & SAND-JENSEN 1991). Alle diese Wege sind aber nur wenigen besonders spezialisierten Makrophytenarten vorbehalten.

Viel häufiger ist jedoch ein anderer Weg, realisiert, um Kohlenstoffressourcen für die Photosynthese zu erschließen:

Abhängig von der Alkalinität des Gewässers steht gelöstes Kohlendioxid im Dissoziationsgleichgewicht mit dem Hydrogencarbonat-Anion. In neutralen bis schwach basischen Gewässern, wie sie regelmäßig in Gebieten mit anstehendem Karbonatgestein zu finden sind, überwiegt das Hydrogencarbonat-Anion, mangels verfügbarem gelösten Kohlendioxid wäre die Photosynthese dann nahezu gehemmt. Viele Pflanzen, unter ihnen *Ranunculus*- (MADSEN & MABERLY 1991), *Elodea*- und *Ceratophyllum*- Arten (ADAMEC & ONDOK 1992) haben daher die Fähigkeit entwickelt, das Hydrogencarbonat-Anion direkt für die Photosynthese nutzen zu können, allerdings in sehr unterschiedlichem Ausmaß. Selbst *Callitriche*-Arten, die noch von ADAMEC &

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

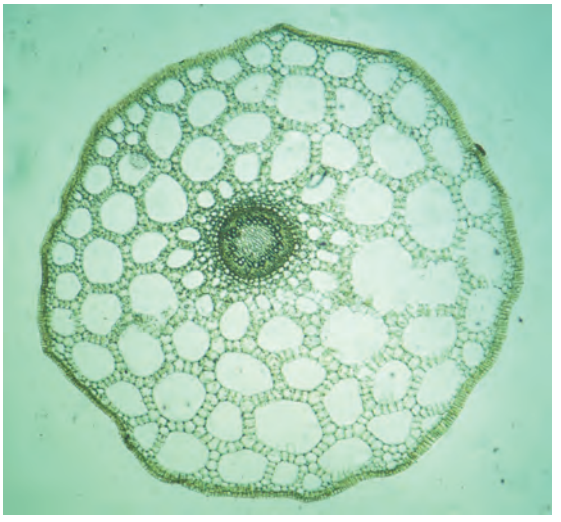


Abb. 21: Aerenchyme: Stengelquerschnitt des Tannenwedels (*Hippuris vulgaris*). Im submersen Zustand bleibt das Aerenchym weitgehend funktionslos und wird erst im emersen Zustand zur Sauerstoffversorgung des Wurzelraumes voll wirksam. Mikrofoto, G. A. Janauer.

ONDOK (1992) am Beispiel von C. *hamulata* und von MADSEN et al. (1996) am Beispiel von C. *cophocarpa* als „HCO_3-non user" identifiziert worden sind, können nach MABERLY & MADSON (2002b) Hydrogencarbonat verwerten (am Beispiel C. *hermaphroditica*). Auch innerhalb der Gattung *Egeria* unterscheiden sich die Arten hinsichtlich der Effizienz der HCO_3-Nutzung (PIERINI & THOMAZ 2004). Je nach Umgebungsverhältnissen können sich verschiedene Arten auch an die verfügbare Kohlenstoffquelle anpassen und reagieren mit veränderter Morphologie im Falle von CO_2-Angebot, aber nicht im Falle von HCO_3-Angebot (MADSEN et al. 1996). Doch auch dieser Weg kostet die Pflanze Energie (RAVEN & LUCAS 1985, JONES 2005).

Der effizienteste Weg zur Erhöhung der Photosyntheseeffizienz bleibt für Makrophyten jedoch die Entwicklung emerser oder wenigstens schwimmender grüner Pflanzenteile. Dies hebt sowohl die Restriktion des

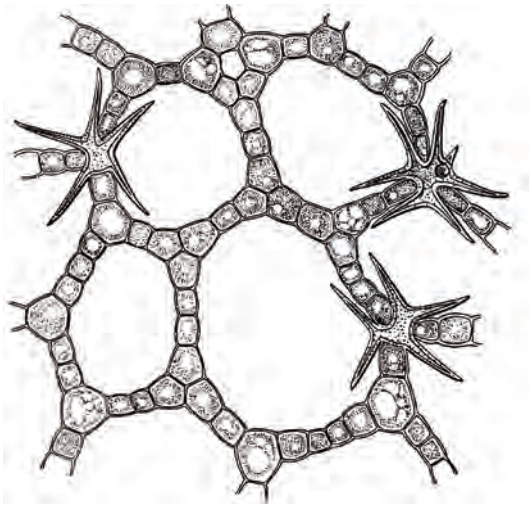


Abb. 22: Aerenchyme: Gelbe Teichrose (*Nuphar lutea*) Blattstiel-Querschnitt. Historische Strichzeichnung aus G. HEGI, Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. 3, 1912.

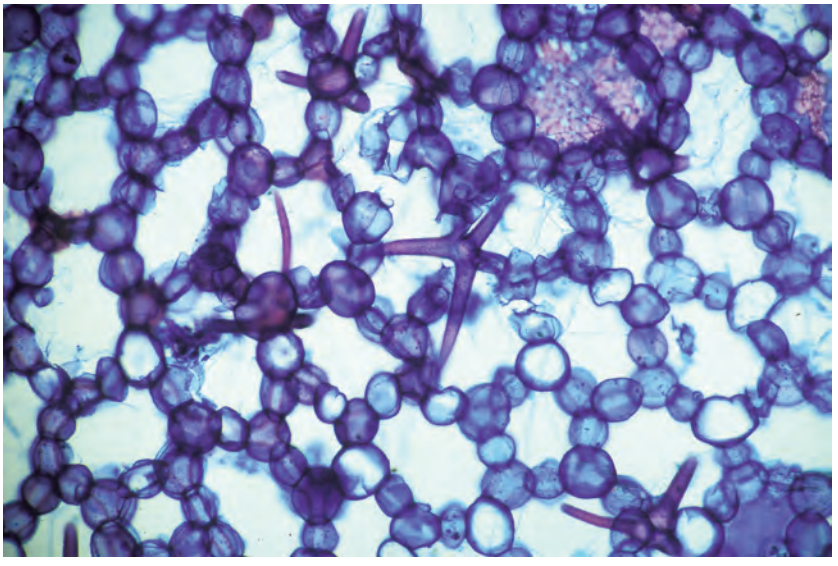


Abb. 23: Aerenchyme: Wurzelquerschnitt der Gelben Teichrose (*Nuphar lutea*) mit den auch im Blattstiel auftretenden charakteristischen Haarzellen. Mikrofoto, G. A. Janauer.

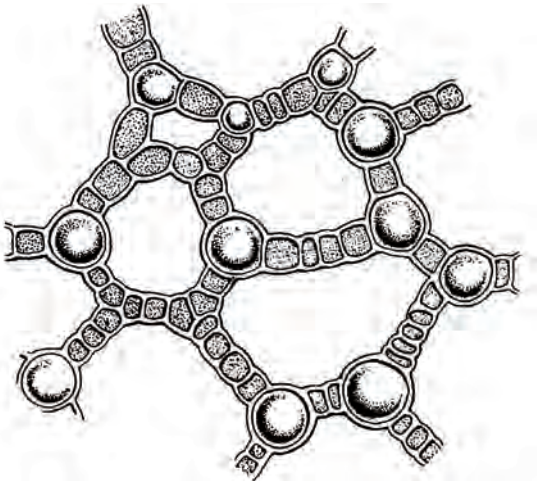


Abb. 24: Aerenchyme: Kalmus (*Acorus calamus*), Rhizom-Querschnitt mit Ididioblasten. Historische Strichzeichnung aus G. HEGI, Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. 1, 1906.

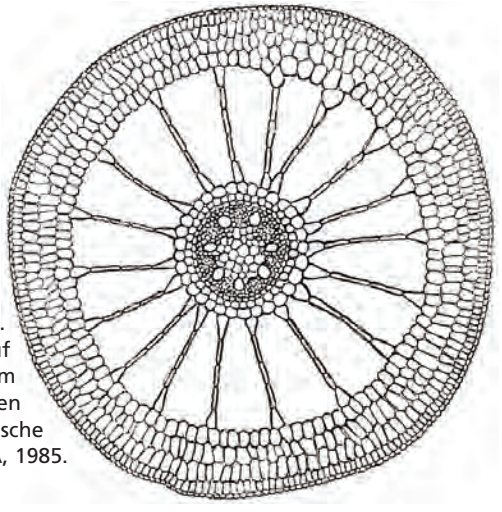


Abb. 25: Aerenchyme: Wurzelquerschnitt des Wassersalates (*Pistia stratiotes*). Auch Acropleustophyten sind auf den Gasaustausch mit den frei im Wasserkörper entwickelten Wurzeln angewiesen. Schematische Strichzeichnung: I. VAVRA, 1985.

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

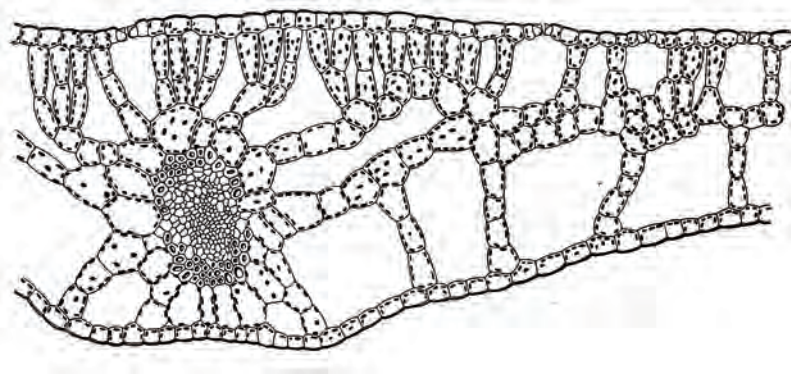


Abb. 26: Schwimmblätter: Knöterichblättriges Laichkraut *(Potamogeton polygonifolius*), Schwimmblatt-Querschnitt. Spaltöffnungen auf der Blattoberseite. Historische Strichzeichnung aus G. HEGI, Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. 1, 1906.

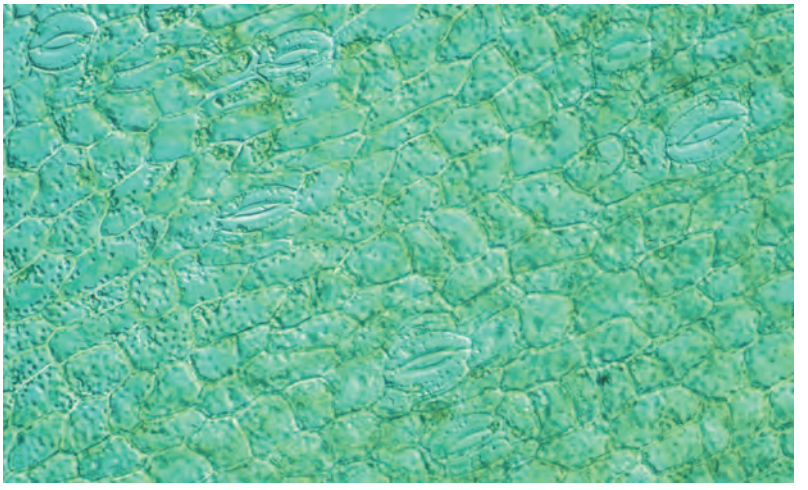


Abb. 27: Luftblatt der Krebsschere (*Stratiotes aloides*), Blattoberseite mit Spaltöffnungen. Mikrofoto, G. A. Janauer.

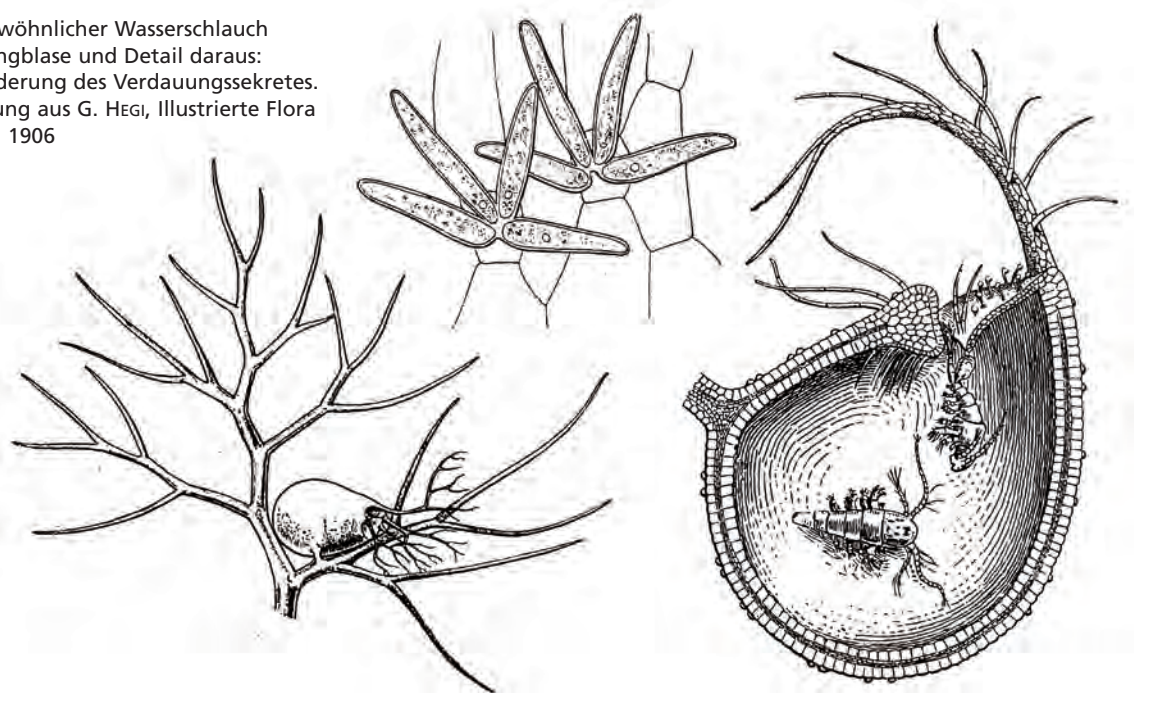
CO_2-Angebotes als auch die Schwachlicht-Situation unter Wasser auf. Am Beispiel des Tannenwedels, *Hippuris vulgaris* konnte das eindrucksvoll gezeigt werden (JANAUER & ENGLMAIER 1986). Diese Pflanzenteile müssen an Starklichtverhältnisse angepasst sein. Schwimmblätter entwickeln im Gegensatz zu Landpflanzen ihre Spaltöffnungen an der Blattoberseite, doch sind auch diese in der Funktion aberrant und der Schließmechanismus meist reduziert und wenig effizient, wie z.B. bei der Kleinen Wasserlinse, *Lemna minor* (REUTER 1948), da es zu keiner Wassermangelsituation kommen kann. Pflanzen, die vom Schwimmblattyp aus fakultativ Landmodifikanten entwickeln können, wie das Schwimmende Laichkraut, *Potamogeton natans*, zeigen hingegen weitgehend normale Schließfunktion der Stomata (REUTER 1948). Bei wurzelnden Schwimmblattpflanzen vermitteln die Spaltöffnungen zudem den Gasaustausch zwischen der Atmosphäre und den Luftkammern des Blattes, diese wiederum stehen mit dem Aerenchym des Stengels in Verbindung (Abb. 26, 27).

Die Effizienz der Nutzung von Photosyntheseprodukten ist auch bei Makrophyten abhängig vom Stickstoffangebot (BAATTRUP-PEDERSEN et al. 2013), was in oligotrophen, stickstoffarmen Habitaten die Carnivorie, am Beispiel der Wassrrschlauch- (*Utricularia*)-Arten begünstigt (Abb. 28).

4.2. Anpassungsstrategien im fließenden Wasserkörper

Im fließenden Medium treten vielerlei Limitationen für das Pflanzenwachstum, die in stehenden Wasserkörpern vielfältige Anpassungen erforderlich machen, nur

Abb. 28: Carnivorie: Gewöhnlicher Wasserschlauch (*Utricularia vulgaris*), Fangblase und Detail daraus: Drüsenzellen zur Absonderung des Verdauungssekretes. Historische Strichzeichnung aus G. HEGI, Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. 1, 1906



© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

abgemildert in Erscheinung. So führt die Durchmischung des Wasserkörpers zu raschem Konzentrationsausgleich von gelösten Nährstoffen und gelösten Gasen. Auch werden Schwebstoffe von der fließenden Welle ausgewaschen und die Pflanzen leiden dadurch weit weniger unter lichtdämpfenden Schwebstoffakkumulationen als die Besiedler von Stillgewässern. Für rheophile Arten ist versucht worden, eine minimale Strömungsgeschwindigkeit anzugeben, bei der solche Effekte in ausreichendem Maß realisiert werden, um die Photosynthese zu optimieren, und somit der betreffende Lebensraum für die jeweilige Makrophytenart besiedelbar erscheint (WESTLAKE 1967, KOCH 2001). Andererseits resultieren daraus auch nachteilige Erscheinungen, die nicht auf den ersten Blick auffallen mögen: die Durchmischung bedingt auch einen raschen Temperaturausgleich im gesamten Wasserkörper, was Fließgewässer, selbst Abschnitte mit geringer Strömungsgeschwindigkeit, in Hochgebirgslagen nahezu unbesiedelbar macht, während Stillgewässer in diesen Höhenlagen durchaus noch als Habitate für Makrophyten in Frage kommen.

Die für das Pflanzenwachstum limitierenden Faktoren sind hier die mechanische Beanspruchung der flutenden Pflanzenteile durch die Schubspannung der fließenden Welle und der Rhizome oder des Wurzelwerkes durch den Geschiebetrieb, die bis zu einem gewissen Grad durch spezielle Anpassungen kompensiert werden können (Abb. 29, 30).

4.2.1. Anpassung an die Strömung

Während stagnophile Arten (die nur im Stillgewässer vorkommen können) mit zarten Stengeln auskommen und oft großflächige Blattlaminae bilden, müssen rheophile (an die Strömung angepasste) Pflanzenarten mitunter große Zugkräfte aufnehmen. Dies wird durch den Aufbau der Stengel und der Blattabschnitte als Filament, mit zentralem Stranggewebe erreicht, ähnlich etwa einer monofilen Angelschnur (der technische Ausdruck dafür wäre ein „Faden"), während Lianen mit sekundärem Dickenwachstum (z.B. die Waldrebe, *Clematis vitalba*) ihre Zugfestigkeit durch die verdrillte Anordnung ihrer Gefäßbündel erreichen, also dem technischen Ausdruck eines „Seiles" entsprechen, ähnlich dem Tragseil einer Seilbahn (Abb. 31, 32).

Das Quellmoos (*Fontinalis antipyretica*) kann hierbei bemerkenswert hohe Zugkräfte aufnehmen (zwischen 20 000 und 30 000 kNm^{-2}) und übertrifft andere Arten, z.B. das Verschiedenblättrige Tausendblatt, *Myriophyllum alterniflorum* und den Pinselblättrigen Wasserhahnenfuss, *Ranunculus penicillatus* um das Zehnfache (MILER et al. 2011, 2012). Wird dabei der Proportionalitätsbereich überschritten, äußert sich dies in einer

Abb. 29: Dichter Bestand des Flutenden Wasserhahnenfußes (*Ranunculus fluitans*) im Kamp bei Wegscheid, 2001.

Abb. 30: Flutender Wasserhahnenfuß (*Ranunculus fluitans*). Handkolorierte detailtreue historische Zeichnung: E. SOWERBY, aus J. T. BOSWELL SYME (ed.) English Botany , 3. ed., vol 1., tab. 16 (1863)

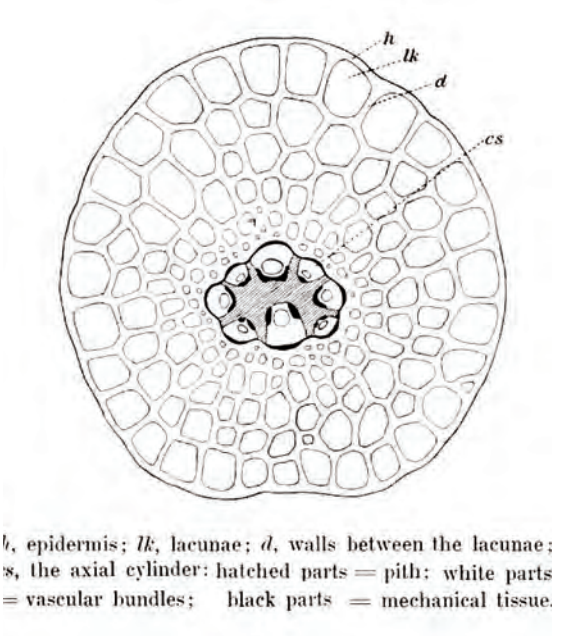


Abb. 31: Querschnitt des Stengels des Flutenden Laichkrautes (*Potamogeton fluitans*). Gefäßbündel optimiert auf Zugfestigkeitseigenschaften. Christen Raunkiær, kaum bekannt als Pionier der Wasserpflanzenanatomie, erfasste als erster die Anordnung der Festigkeitselemente und versuchte sie auch systematisch zu nutzen. Historische Schemazeichnung C. C. RAUNKIÆR 1903, mit Teilen der Originalbeschriftung.

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

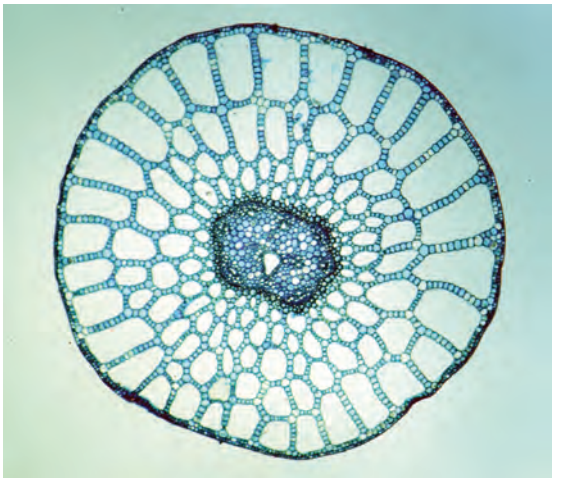


Abb. 32: Zugfestigkeit: Stengelquerschnitt des Durchwachsenen Laichkrautes (*Potamogeton perfoliatus*) Mikrofoto, G. A. Janauer.

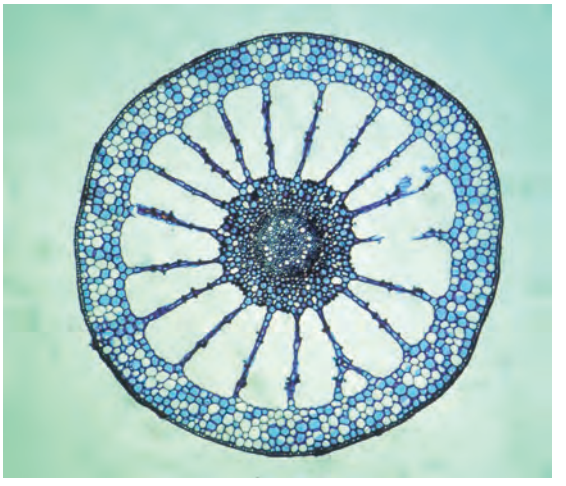


Abb. 33: Zugfestigkeit: Stengelquerschnitt des Ährigen Tausendblattes (*Myriophyllum spicatum*) Mikrofoto, G. A. Janauer.

Abb. 34: Hochwasserstress: Der Schildblättrige Wasserhahnenfuß (*Ranunculus peltatus*) in der Gurk bei Unterfarcha, Kärnten, 2014. Die noch nicht fertig ausgebildeten Schwimmblätter beginnen wie Unterwasserblätter mit fädigen Blattzipfeln weiter zu wachsen.

hohen elastischen Hysterese, wobei von Stämmchen (Cauloide) des Quellmooses kurzzeitig eine Energie von etwa 200-300 kJm^{-3} aufgenommen werden kann, mehr als das Fünffache von *Myriophyllum alterniflorum* (Daten aus MILER et al. 2014).

Auch die Biegesteifigkeit spielt in turbulenten Strömungsmustern eine große Rolle, flutende Gräser wie z.B. der Flutschwaden, *Glyceria fluitans* sind mit ihrem steifen Stengelaufbau, den sie mit allen Gräsern gemeinsam haben, in dieser Hinsicht benachteiligt, während wiederum die Stämmchen (Cauloide) des Quellmooses eine weitaus geringere Biegesteifigkeit aufweisen und somit in solchen Strömungsmustern besondere Vorteile aufweisen (Daten aus MILER et al. 2011).

Rheophile Arten müssen jedoch in allererster Linie ihren Strömungswiderstand gering halten. Dies geschieht nicht nur durch Reduktion der Blattlaminae allein, sondern auch durch Reduktion der Anzahl fadenförmiger Blattabschnitte, was besonders anschaulich bei den rheophilen Arten aus der Gattung *Ranunculus* gezeigt werden kann: *R. fluitans* entwickelt aus einem Laubblatt beispielsweise wesentlich weniger Blattabschnitte als *R. trichophyllus* oder gar *R. penicillatus*.

Jedoch können in Fließgewässern fallweise auch Arten auftreten, die Schwimmblattformen entwickeln. Es hat sich gezeigt, dass eine elliptische Blattform, wie sie annähernd *Potamogeton nodosus* zu entwickeln vermag, hinsichtlich des Strömungswiderstandes optimal zu sein scheint (ALBAYRAK et al. 2012).

Arten mit kürzeren Sprossen, beispielsweise *Callitriche hamulata*, können durch Bildung kleiner, kompakter Schwaden den Strömungswiderstand etwas mindern und so auch mit zarter Beblätterung in rasch strömendem Wasser eine Überlebensmöglichkeit finden.

Die biomechanischen und hydraulischen Eigenschaften von Makrophyten in Fließgewässern sind in neuerer Zeit vermehrt zum Thema fachübergreifender Forschungsansätze geworden, und Gewässerökologen können hier spannende Untersuchungsergebnisse, vor allem hinsichtlich der Besiedelbarkeit von Gewässern durch bestimmte Arten und Artengruppen (KOCH 2001) und hinsichtlich möglicher Rückschlüsse auf Gewässereigenschaften aus historisch belegten Makrophytenvorkommen (ENGLMAIER 2014) erwarten.

Jedoch nicht jede Makrophytenart des Fließgewässermilieus ist imstande, ihre Blattform so weit anzupassen: Unter den Vertretern der Gattung *Ranunculus* gilt dies etwa für *R. peltatus*, der sowohl Still- als auch Fließgewässer besiedelt. In rascher, turbulenter Strömung wird dabei die Bildung der charakteristischen, dreizipfeligen Schwimmblätter weitgehend unterdrückt, sie erscheinen erst in strömungsberuhigten Bereichen eines Fließgewässer-Habitats, beispielsweise in Kehrströmungen. Kommt es nun zu erhöhten Wasserständen, können noch nicht voll entwickelte Schwimmblätter zu Übergangsblättern werden bzw. es werden als Folgeblätter wiederum die Unterwasserblätter mit deutlich reduziertem Strömungswiderstand entwickelt (Abb. 34).

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

Diese Anpassungen faszinieren den Naturfreund ebenso wie sie den Fachbotaniker angesichts der zahlreichen Fehlbestimmungen von Herbarbelegen aufgrund dieser hohen morphologischen Plastizität immer wieder verblüffen.

4.2.2. Anpassung an den Geschiebetrieb

Der Geschiebetrieb mindert drastisch die Möglichkeiten von Makrophyten, an der Fließgewässersohle zu wurzeln. In Flüssen mit hohem Gefälle und starkem Grobgeschiebetrieb ist daher keine Besiedelung mit Makrophyten möglich. Erst ab einer Kornfraktion im Feinkiesbereich, zwischen 20 und 6,3 mm Korndurchmesser, beginnen Makrophyten effizient an der Fließgewässersohle wurzeln. Haben sie aber einmal Fuß gefasst, so wirken sie selbst als Strömungshindernis und beeinflussen den Geschiebetransport bzw. führen zur Akkumulation vorzugsweise des Feinanteiles im Geschiebe im und um den Bestand (Schwaden), der sich somit stromauf mit Wurzeln und Rhizomen immer besser im Sediment verankern kann, während die Sprosse stromab frei in der Strömung treiben. In Fließgewässern sind also stets ausdauernde Arten bevorzugt (die im Winterhalbjahr allerdings oft völlig unbemerkt mit Rhizomen im Sediment überdauern). Die annuelle Lebensweise, die in Stillgewässern durchaus Vorteile mit sich bringt und sogar von vielen potentiell ausdauernden Arten angenommen wird, tritt hier faktisch nicht in Erscheinung. Man findet in Fließgewässern, soferne sie von Katastrophenhochwasser-Ereignissen oder von menschlichen Eingriffen verschont bleiben, oft über viele Jahre hin die gleichen Makrophytenbestände (Abb. 35).

Einen gänzlich anderen Weg gehen Haptophyten, zu denen das Quellmoos zählt, aber auch die Moose der Spritzwasserzone. Sie heften sich an alle im Geschiebetrieb unbeweglichen Hartgründe, von anstehendem Felsgestein bis zu frei gespülten Baumwurzeln am Ufer, auch an Einbauten in das Gewässer wie Ufermauern und Sohlschwellen sind sie zu finden und können dort unter günstigen Umständen zu Massenbeständen aufwachsen.

4.3. Der Einfluss episodischer Wasserspiegelschwankungen

Sowohl Fließgewässer als auch Stillgewäser können Episoden erhöhten Wasserstandes aufweisen.

Bei stehenden Gewässern ist dabei die Makrophytenvegetation kaum beeinträchtigt, für Helophyten ist die Uberflutungstoleranz emerser Pflanzenteile aber das wesentliche Überlebenskriterium: Die Pionierarten des Röhrichtgürtels können während Hochwasserepisoden auch unter Wasser assimilieren, das Schilf verliert hingegen die überstauten Blätter, wodurch der Frühjahrsaustrieb durch ein Hochwasserereignis stark geschädigt werden kann.

Abb. 35: Der Schildblättrige Wasserhahnenfuß (*Ranunculus peltatus*), der Schwaden führt zu Feinsedimentakkumulation und erscheint letztlich mit Unterwasser-, Schwimm-und sogar Landblättern. Zwettlbach bei Damreith, Mühlviertel, Oberösterreich, 2012

In Fließgewässern kommt zur Überstauung die höhere Energie der fließenden Welle hinzu, die etwa Sprossteile von submersen Makrophyten abreißt und flussabwärts verfrachtet, wo sie allenfalls neue Lebensräume besiedeln können. Für die Ufervegetation gewinnt die Toleranz gegen Abknicken und Niederlegen besondere Bedeutung, weshalb in diesem Lebensraum (Flussröhrichte) das Rohrglanzgras und die kleinere *Glyceria*-(Schwaden)-Arten bevorteilt sind. Sie können nach Hochwasserdurchgang aufrecht weiter wachsen, wodurch der bisweilen beobachtbare Knickwuchs zu Stande kommt. Das Schilf ist dazu nicht im Stande, es kann sich nach Abknicken nicht oder nur unzureichend regenerieren (Das & Tanaka 2007), ebenso der Riesenschwaden. Man wird solche Arten daher höchstens am Ufer langsam fließender Augewässer finden können.

Niedrige Wasserstände, wie sie an Still- und Fließgewässern gleichermaßen auftreten können, führen hingegen zu Trockenstress bei den Makrophytenarten. Während amphibische Pflanzen wie etwa das Kriechende Straußgras von vornherein an solche Bedingungen gut angepasst sind, überleben nur einige wenige Makrophytenarten im vegetativen Zustand, und zwar solche, die als spezielle Landmodifikanten auftreten können (*Potamogeton natans* an Stillgewässern, *Ranunculus peltatus* an Still- und Fließgewässern gleichermaßen).

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

4.4. Der Einfluss von Staunässe

Staunässe im Einflussbereich des gewässerbegleitenden Grundwasserkörpers vermindert bzw. verhindert die Bodendurchlüftung, wodurch das Sauerstoffangebot, das zur Aufrechterhaltung der Wurzelatmung benötigt wird, zur Neige gehen und sodann das Wurzelwerk nach einer unterschiedlich langen Toleranzphase absterben würde. Anpassungen, die diesem Stressfaktor entgegen wirken, sind etwa die Verlängerung der Toleranzphase oder die Entwicklung von Aerenchymen, die sich demzufolge nicht nur bei den Pflanzen der Verlandungszone finden, sondern auch bei Besiedlern der schon weitgehend landfesten Standorte der eigentlichen Helophyten.

4.5. Der Einfluss des Windangriffes

Bevorzugt, dem Windangriff ausgesetzt sind die Röhrichtgürtel an großen Wasserflächen, und hier kann der Wind wesentlich höhere Kräfte aufbauen als in windgeschützten Lagen, z.B. unter einem Ufergehölzstreifen, im Inneren eines Auwaldes oder an Kleingewässern.

Vergleicht man die Sprosse von Helophyten mit technischen Versteifungskonstruktionen, so entsprechen sie entweder dem Versteifungsprinzip des leeren Rohres (das sind alle Gräser, siehe SPATZ & SPECK 1995), dem des gefüllten Rohres (das sind vor allem die Binsenartigen, aber auch viele zwei- und einkeimblättrige Pflanzen) oder dem eines Trägers mit 3 Versteifungsgurten (das sind die Seggen), wobei das Prinzip des gefüllten Rohres, in Form eines mit Mark (Parenchym, bei Helophyten oft als Aerenchym/Sternparenchym ausgebildet) erfüllten runden Stengels die größten Scherkräfte aufnehmen kann. Arten, die diesen Sprossaufbau realisieren, bilden oft den Außenrand der Röhrichtzone, wie z.B. *Schoenoplectus lacustris* oder die Rohrkolbenarten.

Ihnen allen ist gemeinsam, dass sie sich nach Abknicken der Sprosse kaum noch regenerieren können, was ihr Vorkommen im Uferbereich von Fließgewässern limitiert, während die Seggenarten, deren Versteifungselemente meist bloß unzureichenden Knickschutz bieten, mit zahlreichen nicht blühenden und grundständig beblätterten Sprossen dadurch in ihrem vegetativen Wuchs aber kaum beeinträchtigt sind.

Das Schilf ist in der Röhrichtzone von Stillgewässern jedoch die in den meisten Fällen dominierende Art, und bisweilen wird sie auch genutzt. Dem zufolge sind etliche Versuche zur Ermittlung der Bruchbelastung von Schilfhalmen durchgeführt worden (OSTENDORP 1995, TODESKINO et al. 1994) deren Ergebnisse dem Ökologen als Anhaltspunkte für die bedingenden Faktoren in der Röhrichtzone dienen können, denn der wasserseitige Rand von Schilfbeständen an ausgedehnten, seichten Gewässern wird als unmittelbare Folge des geringen Regenerationsvermögens nach Abknicken der Halme durch direkten Windangriff und durch windgetriebenen Wellenschlag kontrolliert. Besonders eindrucksvoll ist der Nordwestwindeinfluss auf den Schilfgürtel des Neusiedlersees zu sehen.

Hier kann man die Karte aus dem Nationalpark einfügen.

5. Verbreitungsbiologie

Die rasche und effiziente Besiedlung der spezifischen, in der Landschaft seltenen und bisweilen ephemeren Lebensräume der aquatischen Flora ist eine Herausforderung der besonderen Art. Den Pflanzen stehen dazu folgende Wege zur Verfügung:

5.1. Überdauern der Propagulen am Standort.

Makrophyten können Samen oder Turionen bilden. Während Turionen oft nur eine Vegetationsruheperiode austriebfähig überdauern, können Samen im Sediment mehrere Jahre überdauern und dennoch keimfähig bleiben (OZIMEK 2006), so sorgen sie für eine effiziente Wiederbesiedelung potentieller Standorte.

5.2. Hydrochorie,

im speziellen Rheochorie, die Ausbreitung durch die Strömung von Fließgewässern. Die fließende Welle verfrachtet Samen und vegetative Pflanzenteile. Dieser Verbreitungsweg kann sehr effizient sein, verläuft aber grundsätzlich unidirektional, sorgt also nur sehr bedingt für eine Ausbreitung am bevorzugten Standort, sondern gestattet bloß eine Besiedelung von flussabwärts gelegenen Standorten. Ihre Bedeutung liegt v.a. darin, dass sie die effiziente Wiederbesiedlung von hochwasserbeeinflussten Standorten aus erhaltenen Beständen in den Zubringern ermöglicht.

5.3. Nutzung von tierischen Vektoren,

wobei hier vorwiegend Wasservögel in Betracht kommen (MADER et al. 1998).

Hier ist grundsätzlich zu unterscheiden zwischen

- endozoochorer Verbreitung (FIGUEROLA et al. 2003, GREEN et al. 2008), die meist Samen betrifft, mit Zugvögeln eine Langstreckenverbreitung ermöglicht (SANTAMARIA 2002), aber streng an die Samenreifezeit der betreffenden Pflanzenarten und die Zugzeiten der Vogelarten gebunden ist und meist nur eine unidirektionale Transportroute von Nord nach Süd im herbstlichen Vogelzug ermöglicht.

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

Damit werden aber sonst für die Pflanzenarten unzugängliche Inland-Standorte erreicht, z.B. die lang bekannten Vorkommen von *Ranunculus baudotii* im Neusiedlerseegebiet und ein kürzlich neu entdecktes in Polen (SPAŁEK & PROCKOW 2011) oder Vorkommen von *Ranunculus peltatus* in der Türkei (DÖNMEZ 2003, sub nom. *R. kastamonuensis*, vide PAROLLY & EREN, 2007), im Kaukasusgebiet (KRECHETOVICH, 1937 sub nom. *Batrachium triphyllum*), in Afghanistan (valle Munjan, IRANSHAR 1992, sub nom. *Batrachium aquatile*) und erst kürzlich entdeckte Standorte in Iran (NAQINEZHAD et al. 2014). Möglich, wenn auch seltener ist der umgekehrte Weg, den früh fruchtende Arten über den Frühjahrszug nach Norden nehmen können. So hat etwa *Ranunculus hederaceus* Island und Grönland erreicht (COOK 1966).

- epizoochorer Verbreitung, die dann zum Tragen kommen kann, wenn vegetative Pflanzenteile über relativ kurze Entfernungen verbreitet werden (VIVIAN-SMITH & STILES 1994, SANTAMARIA 2002). Trotz der geringen Präsenz in der Literatur spielt dieser Verbreitungsweg wohl die Hauptrolle bei der raschen Besiedelung von Kleingewässern, vor allem dann, wenn eine Reproduktion oder das Überdauern von Trockenheitsphasen und der winterlichen Vegetationsruhe an solchen Standorten nicht möglich ist (Abb. 36).

In den meisten Fällen ist eine Kombination aus hydrochoren und (epi)zoochoren Verbreitungsmechanismen wirksam, um Arealausweitungen auf dem Niveau von Einzugsgebieten zu ermöglichen, ein besonders anschauliches Fallbeispiel stellt *Callitriche obtusangula* dar, die sich erst in der Nachkriegszeit vom Rhein-Rhone-Einzugsgebiet her über die Europäische Hauptwasserscheide hinweg ins Donau-Einzugsgebiet hinein ausgebreitet hat und von punktuellen Vorkommen aus schon 1984 über Wien hinaus vorgedrungen war (ENGLMAIER 1985), heute hat sie bereits das gesamte Donau-Einzugsgebiet erobert.

5.4 Anthropogene Verbreitung,

vorwiegend durch Wegwerfen von lebendem Pflanzenmaterial nicht heimischer Arten aus Aquarien und Zierteichen. Für invasive Neophyten dient dieser Verbreitungsweg meist nur als Eintrittspforte in ein neues Gebiet, die weitere Ausbreitung erfolgt dann hydrochor und zoochor, denn diese Verbreitungsmechanismen sind weitgehend unspezifisch und bevorzugen stets nur verbreitete Arten gegenüber selteneren.

Die Unachtsamkeit von Aquarianern hat nicht nur einmal zu einer massiven Ausbreitung von invasiven Arten geführt. Ein besonders anschauliches Beispiel

Abb. 36: Der Hakenwasserstern (*Callitriche hamulata*) in einem kleinen Tümpel nahe der Schreieralm, Gosau, Oberösterreich auf ca. 1400 msm, 2014. Der Bestand steht erst im Oktober in Blüte, die Art kann also am Standort nicht mehr im Fruchtzustand überleben und ist auf neuerliches Einschleppen, z.B. bei gelegentlichem Besuch von Wasservögeln angewiesen.

bieten die nordamerikanischen Wasserpestarten, unter denen die Kanadische Wasserpest schon in der 1. Hälfte des 19. Jahrhunderts in Europa kultiviert wurde. 1859 begann sie sich, ausgehend vom Botanischen Garten Berlin-Dahlem in der Havel auszubreiten, und dies unter Nutzung vorwiegend von Wasservögeln als Vektoren für vegetative Pflanzenteile, denn es waren nur weibliche Pflanzen an der Ausbreitungswelle beteiligt.

Das bekannte Zitat von Hermann Löns im Hannoverschen Tageblatt vom 9. Oktober 1910 soll hier nicht verschwiegen werden: „Es erhub sich überall ein schreckliches Heulen und Zähneklappern, denn der Tag schien nicht mehr fern, da alle Binnengewässer Europas bis zum Rande mit dem Kraute gefüllt waren, so dass kein Schiff mehr fahren, kein Mensch mehr baden, keine Ente mehr gründeln und kein Fisch mehr schwimmen konnte."

Eine zweite Ausbreitungswelle, etwa ein Jahrhundert nach dem Erstauftreten von *Elodea canadensis* betraf die Schmalblättrige Wasserpest, *E. nuttallii*, die ausgehend von Belgien über das Norddeutsche Tiefland heute bereits Südosteuropa erreicht hat. (KOWARIK 2010, TREMP 2001). An vielen Standorten hat sie den Erstankömmling, *E. canadensis*, nahezu völlig verdrängt.

Bemerkenswert ist, dass die Pflanzen in Nordamerika weitgehend problemlos sind und an manchen Stellen sogar unter Naturschutz gestellt wurden. Hingegen verursachen eurasiatische Pflanzen wie *Glyceria maxima* als invasive Neophyten in Nordamerika große Probleme

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

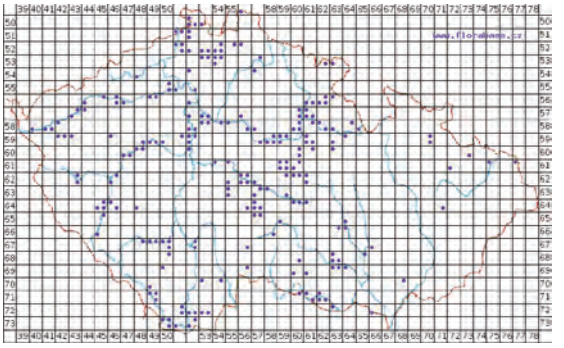


Abb. 37: Areal des Flutenden Wasserhahnenfußes (*Ranunculus fluitans*) in der Tschechischen Republik, nach Daten der Kartierung der Flora Mitteleuropas (Jiří Danihelka, Petr Petřík & Jan Wild 2009: Flora Database of the Czech Republic, http://florabase.cz).

und verdrängen dort bodenständige Arten von ihren Standorten (BERENT & HOWARD 2014)

Als mittelbare Folge dieser Verbreitungsmechanismen ist ein Großteil der Makrophytenbestände klonal, (SANTAMARIA 2002) resultierend aus der Fähigkeit zur Sprossung (Wasserlinsen, *Lemna* spp. bilden etwa Sprossverbände) bzw. der Fähigkeit zur Regeneration auch aus kleinen, durch Strömungen oder Wasservögel verschleppten Sprossteilen (z.B. bei den Wasserhahnenfüssen, *Ranunculus* subgen. *Batrachium*, vielen Laichkrautarten, *Potamogeton* spp., MADER et al. 1998; den Tausendblattarten *Myriophyllum* und, nicht zu vergessen, den invasiven Wasserpestarten). Durch die Verbreitung vegetativer Propagulen in der fließenden Welle können klonale Bestände mitunter lange Flussabschnitte einnehmen. Zum alleinigen Verbreitungsweg wird dies, wenn sterile Hybriden vorliegen, z.B. *Ranunculus* X *glueckii* (*R. trichophyllus* X *R. circinatus*), der in grundwassergespeisten Bächen im Augebiet vorkommt und selbst etwa im Aubach (St. Pantaleon, Niederösterreich) schon seit 4 Jahrzehnten beobachtet werden konnte. Doch auch einige Wasserhahnenfussarten, die in mehreren Ploidiestufen vorliegen (z.B. der Haarblatt-Hahnenfuss, *R. trichophyllus* in seinem triploiden Karyotyp) sind auf eine vegetative Verbreitungsweise angewiesen.

6. Areal- und vegetationskundliche Aspekte

Die Verbreitungsstrategien von Makrophyten sind im allgemeinen derart effizient, dass es nur in sehr seltenen Fällen reliktäre Lebensräume gibt, die einerseits aufgrund ihrer speziellen Standortgegebenheiten von stenotopen Arten besiedelt sind und andererseits von Vektoren nur schwer erreicht werden. Als Beispiele lassen sich hier die Vorkommen von *Isoetes*-Arten in Böhmerwaldseen (Plöckensteiner See, Schwarzsee; PROCHAZKA 2000) nennen, sie sind Relikte der frühen Postglazialvegetation. Die Areale der reliktären *Isoetes*-Arten im Mediterranraum (QUEZEL 1998), besonders auf Sardinien (BRAUN 1864, BAGELLA et al. 2014) reichen vermutlich ins Präpleistozän zurück.

Einige *Potamogeton*-Arten könnten möglicherweise in Island in eisfreien Geothermiegebieten die Eiszeiten überdauert haben (DENK et al. 2011), doch ist dies als ein den lokalen Gegebenheiten geschuldeter Sonderfall anzusehen.

Aus den Arealen erschließen sich aber auch Disjunktionen, die noch nicht letztgültig erklärt werden können. Das kleine Teilareal von *R. omiophyllos* in Sizilien und Süditalien (woher die Art merkwürdigerweise von Michele TENORE 1830 erstbeschrieben wurde) steht über einige Reliktvorkommen in Algerien mit dem atlantischen Hauptareal, von Portugal über die französische Atlantikküste nach Großbritannien in Verbindung (COOK 1966b) und könnte somit präpleistozänes Alter aufweisen.

Doch auch ökophysiologische Präferenzen bestimmter Makrophytenarten lassen sich mit arealkundlichen Methoden hervorragend abbilden, so zeigt das in sorgfältiger Kartierungsarbeit gewonnene Arealbild von *R. fluitans* in der Tschechischen Republik ganz deutlich die Präferenz dieser Art für rasch fließende, klare und ungepufferte Gewässer im Bereich der Nord- und südböhmischen Granit- und Gneismassen (Abb. 37), während die korrespondierende Arealkarte von Bayern deutlich Bestimmungsfehler erkennen lässt, hauptsächlich Verwechslungen mit *R. pseudofluitans*, einer morphologisch ähnlichen, hybridogenen Sippe (vgl. SONNBERGER 2013), die ein Arealbild von *R. fluitans* in karbonatdominierten Gewässern mit hoher Alkalinität, z.B. Lech und Isar und deren Nebenflüssen vortäuschen.

Trotz mancher offener Fragen gibt die Arealkunde auch wichtige Anhaltspunkte für die Rekonstruktion des natürlichen Zustandes von Gewässern und für die Dokumentation anthropogener Veränderungen. Mitunter kann dies weit über die Aussagekraft historischer Quellen, etwa historischen topographischen Kartenmaterials hinaus gehen. Für Seenlandschaften ist solches bekannt, (neben etlichen skandinavischen Seen etwa an den beiden Arberseen in Niederbayern, MELZER & ROTHMEYER 1983), in Flusslandschaften sind solche Fallbeispiele noch rar, etwa das historische Vorkommen des Fluthahnenfusses, *R. fluitans* in der Etschlandschaft nahe Bozen (ENGLMAIER 2914), doch auch Flusslandschaften können durch historische Belege von Pflanzenvorkommen mitunter detailreicher rekonstruiert werden als dies mit Typologien für die Umsetzung der EU-Wasserrahmenrichtlinie gelingen mag.

Die Vegetation in aquatisch geprägten Lebensräumen entwickelt aufgrund der limitierten Anzahl potentieller Besiedler, deren partikulärer Standortsansprüche und deren hoch spezialisierter Verbreitungsbiologie oft sehr artenarme Bestände, was so weit führen kann, dass

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

eine einzelne Art frühzeitig Fuß fasst, sich durchsetzt und einen Reinbestand bildet (das Prinzip des Erstankömmlings). Licht- und Nährstoffkonkurrenz kann hier eine entscheidende Rolle spielen, wenn sich etwa Schwimmpflanzendecken über submersen Pleustophyten- oder Rhizophytenbeständen entwickeln (JANES et al 1996), im Falle geschlossener Wasserlinsendecken auf nährstoffreichen Teichen kann dies eine andere pflanzliche Besiedlung des freien Wasserkörpers völlig ausschließen. Solche Reinbestände können sich in den verschiedenen Teillebensräumen aber auch voneinander unabhängig entwickeln, beispielsweise kann ein schütterer Teich- oder Seerosenbestand über einem submersen Pflanzenbestand und weitgehend unabhängig von diesem entwickelt sein (Abb. 38, 39).

Die artenreichsten Bestände aquatischer Vegetation finden sich meist in Tieflands-Augewässern, die auf natürlichem Weg gut mit Nährstoffen versorgt sind, dort treten auch viele euryöke Arten auf. Doch werden auch solche Standorte oft von fleckenhaft auftretenden Reinbeständen eingenommen, eine dichte Durchdringung der einzelnen Arten ist selten (Abb. 40, 41). Oligotrophe Gewässer und Standorte mit spezifischen Stressfaktoren (z.B. Fließgeschwindigkeit, Acidität, kurze Vegetationsperiode) beherbergen hingegen nur wenige, spezialisierte Arten, oft in Reinbeständen. Anthropogene Einflussnahme lässt aber immer öfter das Eindringen ubiquitärer Arten in solche Standorte zu. Dies ist etwa durch das Auftreten von *R. trichophyllus* (durch Erhöhung der Alkalinität) oder von *Potamogeton crispus* und *Myriophyllum spicatum* (durch Erhöhung der Nährstoff-Fracht) an Standorten von *R. peltatus* vielerorts zu beobachten.

In etlichen Fällen verschaffen Mechanismen der Allelopathie bestimmten Makrophytenarten zusätzliche Konkurrenzvorteile (GROSS et al. 2007). Gut dokumentiert ist dies etwa bei *Myriophyllum*-Arten, die zu diesem Zweck Polyphenole aufbauen (NAKAI & HOSOMI (2002, KÖRNER & NICKLISCH (2002), und auch bei *Stratiotes aloides* ist man auf der Suche nach allelopathisch wirksamen Substanzen (MULDERIJ 2007). Auch selektive Einflüsse auf Cyanobakterien und Grünalgen sind beschreiben worden (JASSER 1995). Dies ist jedoch selten der alleinige konkurrenzsteuernde Mechanismus (van DONK & van de BUND (2002), MULDERIJ et al. (2007).

Auch die Zonation der aquatischen Vegetation nach der Wassertiefe begünstigt Reinbestände (Abb. 42).

Schon in der Frühzeit der Vegetationsforschung hat man diesen Umstand erkannt, Du Rietz hat dies bereits 1921 mit dem Begriff „Schichten“ auszudrücken versucht und diesen Begriffsgebrauch später, 1930, im

Abb. 38: Schwimmblattvegetation: Der Wasserknöterich (*Polygonum amphibium*) bei Windpassing, Weinviertel, Niederösterreich, 2013. Der lückige Bestand läßt das Aufkommen eines submersen Bestandes des Krausen Laichkrautes (*Potamogeton crispus*) zu.

Abb. 39: Geschlossene Wasserlinsendecke auf einem Klärteich in Rothau nahe Tittling, Niederbayern, 2014. Darunter kann sich keine submerse Makrophytenvegetation halten.

Sinne von Synusien (GAMS 1918) präzisiert (siehe auch MÄKIRINTA 1978) (Abb. 43).

Die Makrophyten- und Helophytenvegetation eignet sich also besonders für eine Beschreibung als Dominanzgesellschaften (Soziationen, entsprechend der Nordischen Schule, Du RIETZ 1930), dennoch wurde in der Folge eine Erfassung und Klassifizierung überwiegend nach dem Konzept der Zürich-Montpellier-Schule (auch French-Swiss school, BRAUN-BLANQUET 1928) versucht, nicht ohne dabei schon auf massive aufnahmetechnische und methodische Schwierigkeiten zu sto-

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

Abb. 40: Mischbestand des Pinselblättrigen Wasserhahnenfußes (*Ranunculus penicillatus*) und des Haarblättrigen Wasserhahnenfußes (*Ranunculus trichophyllus*), zusammen mit der Berle (Berula erecta), Bogenhofen bei Braunau, 2001.

Abb. 41: Detail aus dem Mischbestand von *Ranunculus penicillatus* (große Blüten) und *Ranunculus trichophyllus* (kleine Blüten).

ßen (GRADMANN 1941, siehe auch WHITTAKER 1962). Vor allem die Artenarmut, und das fleckenhafte Auftreten der Arten, die eine Erschwernis bei der Identifikation von Charakter- und Differentialarten mit sich bringen, hat vielerlei voneinander abweichende Konzepte entstehen lassen. Erst nach Zusammenführen der beiden anfangs konkurrierenden Schulen in ein einheitliches Synsystem ist es schließlich gelungen, ein zwar komplexes, aber in sich stimmiges Konzept der Süßwasservegetation zu erarbeiten (RENNWALD koord. 2000), das die Anforderungen einer beschreibenden Ordnung für wissenschaftliche Zwecke zu erfüllen vermag und auch bis zu einem gewissen Maß die Darstellung von Durchdringungen unterschiedlicher Gesellschaftseinheiten, z.B. eine Wasserschweber- oder submerse Rhizophytengesellschaft unter einer lückigen Schwimmblattgesellschaft, erlaubt. Methodische Schwierigkeiten bei der Vegetationsaufnahme (etwa hinsichtlich der Ermittlung von Minimumarealen und damit einer sinnvollen Abgrenzung von Aufnahmeflächen) sowie Unschärfen bei der Zuordnung der aufgenommenen Bestände bestehen aber nach wie vor.

7. Ökosystemleistungen

Die pflanzliche Besiedlung des Wasserkörpers schafft und verändert viele Eigenschaften dieses Lebensraumes, interagiert mit anderen Besiedlern und ermöglicht nicht selten erst deren Überleben.

Man kann die Ökosystemleistungen der aquatischen Flora auf 3 Ebenen betrachten:

- auf der Ebene struktureller Eigenschaften:
  Submerse Makrophyten erfüllen den freien Wasserkörper und tragen somit wesentlich zu dessen Kompartimentierung und Strukturierung bei. In erster Linie haben sie ein enorm hohes Oberflächen/Volumen-Verhältnis, dichte Bestände bieten damit den Aufwuchsgemeinschaften eine weit größere besiedelbare Fläche an als die meisten anderen strukturierenden Komponenten im Wasser wie z.B. Bestandesabfälle der Ufervegetation, vom Totholz bis zum Fallaub. Auch Schwimmblatt-Unterseiten bieten

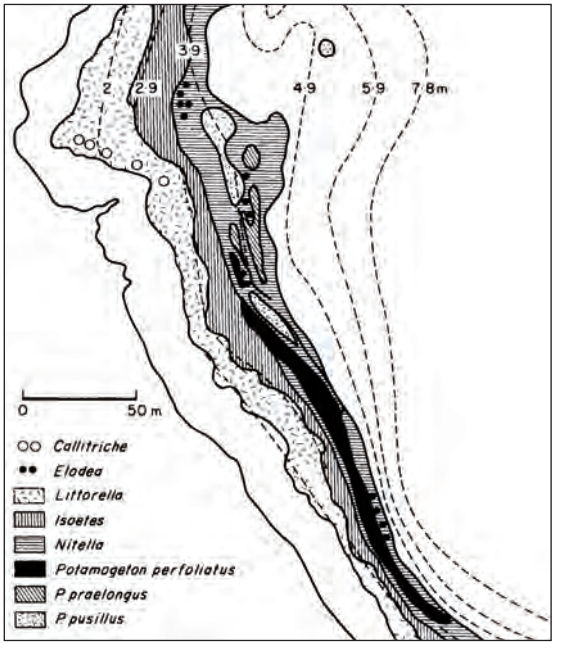


Abb. 42: Zonierung der Makrophytenbestände im Lake Windermere. Aufnahme W. H. PEARSALL. Nach SPENCE (1982)

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

besiedelbare Flächen im Wasserkörper. Damit verknüpft sind ganz wesentliche Erscheinungen der Selbstreinigung von Gewässern, von der Schwebstoffabscheidung bis hin zum Abbau organischer Substanz und zur Festlegung überschüssiger Nährstoffe.

Ähnlich wirken die unter Wasser stehenden lebenden und abgestorbenen Stengelbasen sowie Adventivwurzeln der Helophyten, v.a. von Röhrichtarten. Viele Tierarten nutzen diese Flächen auch zum Ablaichen. Wurzelwerk, Rhizome und Stengelbasen der Helophytengemeinschaften wirken als mechanischer Filter für partikulären Eintrag aus dem Gewässerumland, was schließlich zur Verlandungvon Stillgewässern führt.

In zweiter Linie ist hervorzuheben, dass die pflanzliche Besiedlung dem Lebensraum ein vielfältiges Strukturinventar verleiht und damit die Habitatdiversitat erhöht. Mit ihren verschiedenen Wuchsformen schaffen Makrophyten etwa Aufzucht-, Rückzugs- und Ruheräume für vielerlei unterschiedliche und unterschiedlich große Tierarten, von Jungfischen (SØNDERGAARD et al. 1996, MAYER PELICICE et al. 2008, PADIAL et al. 2009, DIBBLE & MAYER PELICICE 2010) und Amphibien bis zu Wasserschnecken, Flohkrebsen u.a., aber auch Deckung für manche Sichträuber wie etwa Libellenlarven, die so für ihre Beute, Plankton- oder Mikronekton-Organismen, die im Freiwasser oder unter der Wasseroberfläche leben, faktisch unsichtbar werden.

Während oberflächennahe Makrophytenbestände und Schwimmblattdecken für große Wasserläufer eher hinderlich sind, werden sie von vielen Arten und -stadien des Neuston gerne besiedelt (VEPSÄLÄINEN & JÄRVINEN 1974), sie nutzen Schwimmblätter als Refugien und Eiablagemöglichkeit.

In Fließgewässern sorgen Makrophytenbestände, vor allem Arten, die dichte, in der Strömung flutende Schwaden bilden, für die Strukturierung des Strömungsmusters, schaffen strömungsberuhigte Zonen als Ruheräume für Fische, die nur gezielt zur Nahrungsaufnahme die Strömungskanäle zwischen den Makrophytenschwaden aufsuchen und sich dort natürlich energieaufwendig gegen die Strömung behaupten müssen. Erfahrenen Fliegenfischern ist bei Kenntnis und Nutzung dieses Umstandes ein guter Fangerfolg beschieden. In Großbritannien, dem Mutterland dieser aktiven Spielart des Sportfischens, werden dermaßen strukturierte Gewässer sehr geschätzt.

Helophytenbestände in der Verlandungszone von Stillgewässern schaffen wiederum strömungs- und wellenschlagberuhigte Habitate für eine vielfältige amphibische Tierwelt.

Abb. 43: Geschichtete Bestände: Das Dichte Laichkraut (*Groenlandia densa*) zusammen mit der Kanadischen Wasserpest (*Elodea canadensis*) beim Frühjahrsaustrieb. Der Bestand wird sich in eine oberflächennahe Laichkraut-Schichte und eine bodennahe Schichte mit der weitaus schwachlichttoleranteren Wasserpest differenzieren; einer der seltenen Fälle, in dem die invasive Neophytenart das Aufkommen einer bodenständigen Art nur wenig beeinflusst. Seitenarm der Schwarza beim Gschaiderwirt, 2010

- auf der Ebene des Nahrungsangebotes für Herbivore, von Fischen bis zu Wasservögeln. Besonders für Zugvögel können sie eine essentielle Energiequelle für den Herbstzug darstellen (KLAASSEN & NOLET (2007) Ihre hohe Regenerationskraft trägt dazu bei, dass die Bestände auch bei hohem Fraßdruck überleben können (z.B. MITCHELL & PERROW 1998, HILT 2006). Beim Absterben von Pflanzenteilen sind sie zusätzlich zum Fallaubeintrag Nahrungsquelle für verschiedene funktionelle Nahrungsgilden des Zoobenthos.

- auf der Ebene der chemischen Eigenschaften des Gewässerlebensraumes.
  Makrophyten verändern den Chemismus des Wasserkörpers vor allem durch ihre Photosyntneseaktivität. Diese bringt nicht nur Sauerstoff in den Wasserkörper, sondern verbraucht auch gelöstes Kohlendioxid, erhöht also die Alkalinität im Gewässerlebensraum. Dies ist vor allem in stehenden und langsam fließenden Gewässern, den hauptsächlichen Lebensräumen von Makrophyten, von Bedeutung, deren Gasaustausch mit der Atmosphäre weit träger verläuft als dies in einem rasch fließenden Gebirgsbach mit turbulenter Strömung der Fall wäre. Die Photosynthesetätigkeit der Makrophyten bietet also vor allem der Fischpopulation bessere

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

Sauerstoffversorgung, sie drängt auch die Sauerstoffzehrung und die Reduktionsvorgänge im Sediment und an der Sedimentoberfläche zurück.

Bei hoher Produktivität sind Makrophyten aber auch verantwortlich für eine effektive Aufnahme von Pflanzennährstoffen, vermindern somit die Eutrophierungstendenz von Gewässern und übermäßigen Algenbewuchs. Durch aktive Aufnahme und Erhöhung der Alkalinität sorgen sie vor allem für eine wirksame Kontrolle des Phosphatangebotes und vermindern so die Gefahr von Algenblüten.

Die weitaus produktivere Helophytenzone ist dem Bewuchs des freien Wasserkörpers in ihrer Nährstoff- und auch Schadstoffretention weit überlegen und verhindert so den Eintrag gelöster Stoffracht aus dem Umland, die sonst den Gewässerkörper übermäßig belasten würden. Ein Konzept zur technischen Nutzung dieser Eigenschaften besteht in Pflanzenkläranlagen. Anders als ein Röhrichtgürtel rund um ein Stillgewässer, der sich unter günstiger Nährstoffversorgung ausbreitet und schließlich zur der Verlandung des Gewässers führt, funktionieren sie allerdings nur dann kontinuierlich, wenn für die bedarfsgerechte Entfernung der gebildeten Biomasse gesorgt wird.

Auch Helophyten nehmen über ihre Aerenchyme Einfluss auf den Gasaustausch mit dem Sediment und sorgen damit nicht nur für die Sauerstoffversorgung der eigenen Wurzelatmung, sondern verbessern auch den Oxidationsstatus im Wurzelraum. Doch selbst damit nicht genug, gibt es mitunter ganz spezielle Synergien hinsichtlich der Sauerstoffversorgung: Die Larven der Gelsengattung *Coquillettidia*, aus der es eine einheimische Art (*Coquillettidia richardii*) gibt, verfügen über ein stark modifiziertes Atemrohr, mit dem sie die Aerenchyme von Röhrichten anstechen und über diese atmen können. Anders als die bekannten, oberflächennahe im Freiwasser lebenden Gelsenlarven sind sie so vor Sichträubern nahezu perfekt geschützt (MOHRIG 1969, ZITTRA 2013). Der hohe Grad an funktioneller Spezialisierung erstaunt den Betrachter in solchen Fällen immer wieder.

Wasserpflanzen, sowohl Makrophyten als auch Helophyten sind aber auch empfindlich gegenüber außerhalb ihres Toleranzbereiches liegenden Nährstoff- und Schadstoffkonzentrationen und bieten sich aufgrund dieser Eigenschaften als Ökosystemindikatoren an. Manche Arten wie *Lemna* werden sogar als Bioindikatoren für Expositionsversuche eingesetzt (FEILER et al. 2006). Auf der Gewässervegetation basierte Ansätze zur Indikation von Trophie und Gewässerbelastung (MELZER A. & SCHNEIDER S. (2001), SCHORER A., SCHNEIDER S. & MELZER A. (2000), SCHNEIDER S. & Melzer, A. (2003) HAURY et al. 2006,) bewähren sich wohl in Kombination mit anderen Indikatororganismen, z.B. Makroinvertebraten (THIEBAUT et al 2006) oder Diatomeen (SCHNEIDER, S., SCHRANZ, C. & MELZER A. (2000), allein für sich genommen sind sie allerdings wenig erfolgreich, weshalb dieser Weg von KOHLER & JANAUER 1995 auch vermieden wird – zum einen ist im Vergleich etwa zum Makrozoobenthos die Artenzahl vor allem im oligotrophen Bereich stark limitiert, zum anderen decken manche Arten, gerade unter zusätzlichen Stressbedingungen wie in Fließgewässern derart weite ökologische Amplituden hinsichtlich zahlreicher für die angestrebte Bioindikation wesentlicher Faktoren ab, sodass die Aussagen schließlich wenig verlässlich sind. Tatsächlich gibt es nur wenige Arten, die an ganz bestimmte Standortbedingungen angepasst sind und schon bei kleineren Abweichungen verschwinden, dazu zählen die *Isoetes*-Arten, manche Characeen, unter den Wasserhahnenfussarten v.a. *R. fluitans* als Besiedler rasch strömender, ungepufferter Gewässer oder etwa *Potamogeton coloratus* und *Chara hispida* mit ihrer bekannten Ammoniumempfindlichkeit (HASLAM & WOLSELEY 2014, Susanne SCHNEIDER* & Arnulf MELZER 2004). Trophieindizes dürfen aber keinesfalls direkt mit den gebräuchlichen Saprobieindizes (auf denen die Gewässergütekarten beruhen) verglichen werden.

- auf der Ebene der Gewässermorphologie
  Makrophyten in Fließgewässern verändern aufgrund ihrer strömungsmindernden Eigenschaften das Sedimentationsverhalten und damit auch die Habitatvielfalt (JONIAK et al. (2007), sie verursachen in strömungsberuhigten Bereichen vermehrte Feinedimentation, verbessern damit die Durchwurzelbarkeit ihres eigenen Substrates und sorgen so für stabilere Sohlstrukturen.

  In der Helophytenzone bewirkt eine gute Durchwurzelung des Substrates einen Schutz vor Ufererosion durch Wellenschlag oder Strömung, in Stillgewässern wie in Fließgewässern gleichermaßen.

- auf der Ebene des Bestandesklimas
  Aufgrund der reichlichen und konstanten Wasserversorgung erreichen Helophyten beträchtliche Transpirationsleistung und schaffen damit ein Bestandesklima mit hoher Luftfeuchtigkeit und gedämpftem Temperatur-Tagesgang.

Wasserpflanzen erbringen somit ganz enorme Leistungen für die Funktionalität und Stabilität von Gewäs-

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

serlebensräumen. Längst werden sie daher nicht mehr als „böse“ Schlingpflanzen betrachtet, die Schwimmer in die Tiefe ziehen könnten und daher entfernt werden müssen (wofür die Stadt Wien sogar ein Mähboot angeschafft hat, um es Jahrzehnte später unbenutzt verschrotten zu lassen: Wiener Zeitung online, 06.05.2014, 17: 18).

8. Bedeutung für das Landschaftsbild, den Naturschutz und die Gewässerqualität

Pflanzlicher Bewuchs in und an Gewässern wird gerne als ästhetische Kategorie gesehen, suggeriert dem (laienhaften) Betrachter stets „intakte Natur“, vor allem dann, wenn beispielsweise Blühaspekte zu beobachten sind. Meist mag dieser Eindruck ja bis zu einem gewissen Grad zutreffen, selbst wenn auch invasive Neophyten, die heimische Florenelemente verdrängen und die Biodiversität mitunter drastisch reduzieren, mitunter als „ästhetisch schön“ angesehen werden, das gilt für die nordamerikanischen Goldruten ebenso wie für die gelbe Rudbeckia laciniata und im besonderen für das Drüsige Springkraut.

Im weitgehend natürlichen, kleineren Fließgewässern mit stark beschattendem Ufer- und Augehölz ist die Besiedelbarkeit mit aquatischer Flora, also die Standortsbedingungen für deren Etablierung denkbar schlecht, sie wurden erst durch das Freistellen von Uferabschnitten, also Rückschnitt des Ufergehölzes und damit erhöhtem Lichtzutritt zu den Gewässern drastisch verbessert. Ähnliches gilt natürlich auch für kleine Stillgewässer, soferne sie überhaupt natürlichen Ursprungs sind.

Viele Gewässer und Gewässerabschnitte, stehende wie fließende, nehmen jedoch durch menschliches Zutun entstandene Geländeformen ein, und oft sind die Standortsbedingungen für eine aquatische Flora dort weit besser als an natürlichen Gewässern, sie finden ausreichend Licht und in Fließgewässern gleichmäßige Strömungsgeschwindigkeit und Wasserführung vor. Dazu zählen Teiche ebenso wie Mühlbäche und später Kraftwerkskanäle, in neuerer Zeit natürlich auch „Bioteiche“, (im besten Fall) selbstreinigende Schwimmbiotope im eigenen Garten. Die dort etablierte Flora besiedelt also bloß Ersatzbiotope (für möglicherweise durch anthropogene Eingriffe verloren gegangene natürliche Biotope), oft sogar Lizenzbiotope (wenn in der Naturlandschaft, wie etwa im Waldviertel, gar keine größeren und damit besiedelbaren Stillgewässer vorhanden waren).

Man darf sich also nicht täuschen lassen: Im Vergleich zur Naturlandschaft mag es in der rezenten Kulturlandschaft insgesamt nicht weniger an Gewässern geben, die potentielle Habitate für die aquatische Flora darstellen, jedoch mögen ihre Vielfalt und ihre Biotopeigenschaften mitunter arg gelitten haben. Nicht alle davon sind aber beständig.

Aus der Vielfalt an besiedelbaren aquatischen Biotopen haben manche Arten vor allem anthropogen entstandene Biotoptypen genutzt, ein Paradebeispiel in der aquatischen Flora ist in Mitteleuropa *Ranunculus aquatilis* s.str., der sich in sommerlich oberflächenwarmen, nicht allzu tiefen Kleingewässern findet und mit dem drastischen Rückgang der Zahl gerade solcher Gewässer, seien es Angerteiche, Löschwasserteiche oder bloß kleine Hofteiche, seinen Lebensraum weitgehend eingebüßt hat, weshalb ihm besonderes Augenmerk seitens des Naturschutzes gebühren sollte. Leider ist die Art für den unerfahrenen Beobachter aber schwer kenntlich, wird oft übersehen oder mit häufigeren Wasserhahnenfußarten verwechselt, weshalb der von HOHLA (2011) sub nom. *Ranunculus peltatus* veröffentlichte Wiederfund in Oberösterreich als naturschutzfachliche Besonderheit schon mehr als bloße Beachtung verdient.

Für Helophytenbestände im weitesten Sinne fällt eine solche Bilanz aber weit schlechter aus. Eine Vielzahl von Biotopen, von Seeufern bis hin zu grundwasserdurchfeuchteten Geländesenken sind längst zerstört, entwässert oder gar mit Schutt verfüllt, ungeachtet dessen, dass manche solche Landschaftselemente auch Folge extensiver Nutzungen (Streuwiesen u.ä.) und damit anthropogenen Ursprungs waren, sie fehlen in einer allerorten genutzten, vielfach fast ausgeräumten Landschaft als Schrittsteine für eine Vernetzung aquatischer Biotope und damit für die Aufrechterhaltung des Genaustausches daran gebundener Besiedler.

Die ökologische Gewässerqualitat, also der Zustand eines Gewässerkörpers und dessen unmittelbarem Umland hinsichtlich der Besiedelung mit einer standortgerechten, artenreichen und selbstregulierenden Tier- und Pflanzengemeinschaft, hat durch menschliche Einflussnahme vielerorts gelitten und wird auch heute noch massiv beeinträchtigt, sei es, an Fließgewässern, zur Gewinnung von Nutzflächen (landwirtschaftliche Flächen wie auch Gewerbegebiete und Bauflächen), zum Hochwasserschutz oder durch Ertüchtigung zum Zwecke der Schiffbarkeit oder zur energiewirtschaftlichen Nutzung, sei es, an Seen, durch Inwertsetzen der Uferbereiche als Baugrundstücke oder zur touristischen Nutzung. Um dem so weit als möglich entgegen zu treten, besteht seit 2000 die Wasserrahmenrichtlinie der EU (EU-WRRL, auch EU Water Framework Directive, EU-WFD) die ein verbindliches Ziel zum Erhalt oder zur Wiederherstellung eines guten ökologischen Zustandes der Gewässerlebensräume samt ihrem Umland setzt.

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

Unter Berücksichtigung der Ökosystemdienste, die eine aquatische Flora erbringen kann, steht sie dabei neben anderen zu Recht als biologische (besser wäre „biotische") Qualitätskomponente fest.

Die Nutzung der gewässerbürtigen Flora als Qualitätsindikator erfordert einerseits eine korrekte und praktikable Erfassung und Kartierung der Bestände, also standardisierte Aufnahmeverfahren, andererseits nachvollziehbare Vergleichsverfahren und die Anwendung des Wissens um Zeigereigenschaften und ökologische Präferenzen der einzelnen Arten, was letztlich auch in Normen festgelegt werden muss (Anhang V der EU-WRRL, 2009, Pkt.1.3.6, siehe auch JANAUER 2002).

Für die Praxis der Erfassung von Gewässerlebensräumen hat sich die vegetationskundliche Arbeitsweise jedoch nicht bewährt, zu groß sind die Diskrepanzen und Unsicherheiten bei der Bestimmung artenarmer aquatischer Syntaxa aus den dabei anfallenden Einzelaufnahmen (auch durch erfahrene Bearbeiter), zu unklar die Ermittlung ihrer Minimumareale und zu wenig repräsentativ und reproduzierbar die Ergebnisse aus punktuellen Aufnahmeflächen für allenfalls große Gewässerabschnitte. Zudem ist es nicht Ziel von Monitoringansätzen, Vegetationseinheiten, also Ordnungskategorien zu bestimmen und zu vergleichen, sondern die qualitative und quantitative Bestandesentwicklung über einen längeren Zeitraum bzw. über verschiedene Gewässerbereiche bzw. -abschnitte zu verfolgen. So sind syntaxabasierte Monitoringansätze (z.B. POT 1996) eher die Ausnahme geblieben und man hat diesen Zugang schon frühzeitig, beispielsweise zugunsten einer an Wuchsformen orientierten ökologischen Beurteilung (WIEGLEB 1982, 1988) aufgegeben. Auch hinsichtlich des Aufnahmeverfahrens wurden Fortschritte erzielt, man ging von Aufnahmeflächen zu definierten Gewässerabschnitten über. Dieses Verfahren gestattet nun immerhin Vergleiche bestimmter Arten und Artengruppen über den gesamten jeweiligen Gewässerabschnitt, wie sie die EU-WRRL intendiert. Die unschärfeanfällige Schätzung der Artmächtigkeit blieb aber in Form der vorgeschlagenen Schätzskala nach LONDO (1974) in den Grundzügen weiterhin erhalten.

Ein gänzlich anderes Konzept verfolgte KOHLER (1978), er wendete sich völlig von den bisher gebräuchlichen Dominanz-Abundanz-Skalen ab und erfasste die Raumerfüllung der Bestände im freien Wasserkörper, die mit der Biomasse korreliert, unabhängig von der Zahl der Individuen (die sich angesichts der verbreiteten Tendenz zur Bildung klonaler Bestände ohnehin nur sehr schwierig ermitteln lässt). Wie auch die Artmächtigkeit kann allerdings die Raumerfüllung von Makrophytenbeständen („Pflanzenmenge" nach KOHLER 1978) nur geschätzt werden. Die Schätzung dieser Pflanzenmenge erfolgt in einer 5-stufigen Ordinalskala, mit einer beschreibenden Schätzhilfe für jede Skalenstufe, die von „sehr selten (1) bis „massenhaft" (5) reicht. Diese Schätzskala ist an sich relativ einfach und auch zwischen verschiedenen Beobachtern hinreichend reproduzierbar zu handhaben.

Die Termini dürfen allerdings nicht als Beschreibung einer Artmächtigkeit aufgefasst werden.

Methodische Verwirrung bewirken immer wieder Versuche, in die Schätzskala nach Kohler den Abundanzbegriff einfließen zu lassen. Ausgehend von der gelegentlichen Bezeichnung der Artmächtigkeit als „Menge" (gemeint ist hier aber der Deckungsgrad, dazu WIEGLEB 1988), mündet dies bisweilen in abenteuerliche Wortschöpfungen („Mengengrad" für Abundanz, z.B. bei PALL & MAYERHOFER 2009), die mit keiner in der Ökologie akzeptierten Definition von Abundanz in Einklang zu bringen sind. Abundanz als individuen- oder taxabezogener Parameter enthält stets 2 Faktoren, die Populationsdichte oder Artendichte und die flächige oder räumliche Ausdehnung der jeweiligen Biotopeinheit, nicht aber einen Mengen- oder Raumerfüllungsfaktor (siehe z.B. SMITH & SMITH 2012). Auch die Zürich-Montpellier-Schule interpretiert den Begriff Abundanz stets als Individuenzahl pro Aufnahmefläche (für Arten mit sehr geringem Deckungsgrad). Die Pflanzenmenge im Sinne Kohlers ist hingegen immer ein Raumerfüllungsparameter, unabhängig von der Individuenzahl, und die Schätzwerte korrelieren hinreichend mit einer Funktion $f_{(x)} = ax^3$ (JANAUER & HEINDL 1998). Damit ist auch ein direkter, quantitativer Bezug zu biomassebezogenen Ansätzen (WESTLAKE 1982) möglich. Die Unterschiede liegen klar auf der Hand, eine Vermengung der Begriffe bewirkt beim unerfahrenen Anwender hingegen wiederum nur eine Schätzung der Deckungsgrade und damit einen Flächenbezug, dem die räumliche Bestandesentwicklung der aquatischen Vegetation so gar nicht gerecht wird.

Die Auswertung erfolgt zunächst artenbasiert, erlaubt also einen direkten Vergleich der Bestandesentwicklung zwischen 2 Kontrollaufnahmen des selben Abschnittes, somit, bei bekannter ökologischer Präferenz der Arten, eine Erfassung allenfalls eingetretener Veränderungen. Vergleicht man verschiedene Arten, so ist die unterschiedliche optimale Bestandesentwicklung zu beachten, dies wird durch relative Pflanzenmengen realisiert (JANAUER et al. 1993, KOHLER & JANAUER 1995). Das Auswerteverfahren gestattet auch den Vergleich summarischer Parameter, womit ein Biodiversitätsansatz einbezogen werden kann.

Die Methode von Kohler lässt sich sowohl als Abschnitts- als auch als Transekt- oder Punktkartierung

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

– „Mikrokartierung“ (KOHLER & JANAUER 1995) anwenden. Sie eignet sich allerdings nur für den Bewuchs im freien Wasserkörper und ist schon bei gemischten Makrophyten-Helophytenbeständen nicht mehr korrekt anwendbar, völlig versagt sie dann in der Ufer- und Verlandungszone.

Mit diesem Methodeninventar können immerhin bemerkenswerte Ergebnisse erzielt werden. So konnten in den Zubringern des Kamp in Niederösterreich in den letzten beiden Dekaden des vergangenen Jahrhunderts stets zerstreute Vorkommen des Schildblättrigen Wasserhahnenfußes (*Ranunculus peltatus*), zusammen mit dem Quellmoos (*Fontinalis antipyretica*) beobachtet werden. In der Wiederbesiedlungsphase nach dem Katastrophenhochwasser 2002 etablierte sich hingegen der Fluthahnenfuß (*R. fluitans*) nicht nur an den auch davor besiedelten Standorten am Kamp flussab von Zwettl, sondern auch flussauf, z.B. im Flussabschnitt bei der Schwarzmühle, meist in Reinbeständen, mitunter zusammen mit dem Quellmoos. *R. peltatus*, zuvor dort verbreitet, findet sich heute nur noch in den kleineren Bächen, so im Zwettlbach bei Langschlag. Es zeigt sich daraus das Prinzip des Erstankömmlings, der unter günstigen Voraussetzungen einen Reinbestand bilden kann, zumal es auch den umgekehrten Fall gibt: In der Gurk ist *R. fluitans* historisch belegt („bei Gurk, leg. E. JOSCH, det. MURMANN, Herb. WU 074490), heute kommt dort hingegen *R. peltatus* vor. In genügend breiten Flüssen mit hoher Diversität der Strömungsgeschwindigkeit finden sich allenfalls auch beide Arten nebeneinander, etwa in der Moldaustrecke flussauf von Krumau (Český Krumlov), wo *R. fluitans* an rasch strömenden Stellen in Flussmitte überwiegt, *R. peltatus* eher in strömungsberuhigten ufernahen Bereichen vorkommt. Noch verwirrender können die Verhältnisse werden, wenn sich eine hybridogene Sippe (*R. pseudofluitans*) in einem Gewässersystem entwickelt, eine solche hat zwar nur sehr spärlichen Fruchtansatz, kann sich aber durch ihre gute vegetative Wüchsigkeit mitunter gegen die Ausgangssippen durchsetzen, so in Abschnitten der Großen Mühl (Daten: Beobachtungen von G. A. JANAUER und P. ENGLMAIER, Belege G. KLEESADL in Herb LI).

Edaphisch bedingte abrupte Bestandeswechsel sollten hingegen Katastrophen wie das erwähnte Kamphochwasser 2002 schadlos überdauern: Bei Wegscheid quert der Kamp eine kleinräumig geologisch abwechslungsreiche Zone (die sog. „Bunte Serie“) mit Marmoren und Ultrabasiten, was sich im Kamp bei sonst nahezu unveränderten Standortbedingungen durch ein Massenauftreten des Hakenwassersternes (*Callitriche hamulata*), zusammen mit dem Quellmoos (*Fontinalis antipyretica*) manifestiert. Punktuelle Vorkommen des Krausen Laichkrautes (*Potamogeton crispus*) sind durch

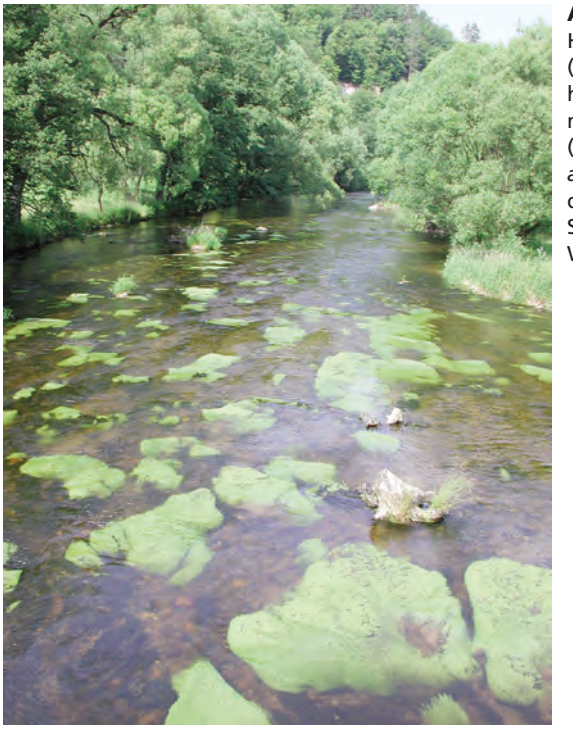


Abb. 44: Bestand des Hakenwassersterns (*Callitriche hamulata*, hellgrüne Schwaden) mit dem Quellmoos (*Fontinalis antipyretica*, dunkelgrüne Schwaden) bei Wegscheid am Kamp.

lokale Abwassereinleitungen erklärbar. Der Fluthahnenfuß (*Ranunculus fluitans*) kommt erst in der weiter flussab anstehenden Amphibolitzone vor und dominiert alsbald wieder die Makrophytenvegetation. (Daten: Beobachtungen von G. A. JANAUER und P. ENGLMAIER) (Abb. 44).

Weiter als solche rein auf die Pflanzenbestände bezogene Auswertungen gehen biozönotische Bewertungskonzepte, die auch Aussagen zur Gewässerfläche, Gewässertiefe, Beschattung und Sedimentbeschaffenheit, bei Fließgewässern natürlich auch Gewässerbreite und Gefälle an den Makrophytenstandorten zu treffen versuchen (MELZER 1988, PASSAUER et al 2002, STELZER 2003, MEILINGER 2003, STELZER et al 2005, MEILINGER et al. 2005) bzw. verschiedene makrophytenbasierte Indizes hinsichtlich ihrer Aussagekraft für verschiedene Biotopvariable vergleichen (z.B. TRIEST 2006).

Allen diesen Ansätzen gemeinsam ist der Versuch, die komplexen Interaktionen von Makrophyten mit ihren Lebensräumen zu erfassen und Hinweise für Managementmaßnahmen zu liefern. Die verschiedenen „Makrophytenindizes“ gestatten jedoch in den seltensten Fällen eine erschöpfende Interpretation komplexer Verhältnisse wie die zuvor beispielhaft erläuterten und dürfen daher keinesfalls überbewertet oder sogar als alleiniger Anlass für vermeintlich erforderliche Maßnahmen im Sinne der EU-WRRL herangezogen werden. Zudem schmälern immer wieder vorkommende Verwechslungen morphologisch ähnlicher, in ihren ökologischen Ansprüchen aber keineswegs so gut übereinstimmender Sippen (z.B. innerhalb der Wasserhah-

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

nenfussarten, ENGLMAIER in FISCHER et al. 2008, ENGLMAIER in ROTTENSTEINER 2014) den Aussagewert mitunter beträchtlich. Auf diesem Gebiet kann noch einiges mehr getan werden, nicht nur die Kenntnis der Sippen zu verbessern, sondern etwa auch Indikatoreigenschaften von Makrophyten auf historisch belegte Vorkommen anzuwenden (siehe etwa ENGLMAIER 2014, STEFFEN 2013, STEFFEN et al 2013) und damit Rückschlüsse auf Aspekte der ökologischen Gewässerqualität in der Zeit vor den massiven Regulierungseingriffen an fast allen größeren Fließgewässern ziehen zu können, die aus anderen Datenquellen nicht erschließbar sind. Oft sind auch Langzeitbeobachtungen von Wert, um langsam ablaufende Umweltveränderungen erkennen und interpretieren zu können (WIEGLEB et al. 2014)

Doch müssen bisweilen Makrophytenbestände auch reguliert werden, dann nämlich, wenn in anthropogen geschaffenen oder veränderten Gewässern natürliche Regulationsmechanismen (Lichtkonkurrenz durch Ufergehölz, geringerer natürlicher Nährstoffeintrag) nicht mehr funktionieren, die den Makrophytenbewuchs limitieren, in manchen Gewässertypen bisweilen sogar gänzlich ausschließen können oder wenn sich invasive Neophytenarten breit machen – ungeachtet der Bedeutung der Makrophytenbestände als Gewässerqualitätskriterium in der EU-WRRL. Mitunter gelingt es, solches ohne beträchtlichen mechanischen Aufwand und ohne Eingriffe in den Gewässerchemismus zu bewerkstelligen (z.B. CAFFREY & MONAHAN 2006), was auch Ziel praxisorientierter Forschungsansätze sein sollte.

9. Resümee

Obwohl in der heutigen Forschungslandschaft die Hydrobotanik etwas ins Hintertreffen geraten ist, hat sie immer noch spannende Forschungsansätze zu bieten – von der reinen botanisch-sysematischen Grundlagenforschung (etwa mit molekularbiologischer Unterstützung Sippendifferenzierungen in kritischen Gattungen aufzuklären oder durch engagierte Kartierung und Datenerfassung dynamische Arealentwicklungen zu erklären) über ökophysiologische Ansätze (um Konkurrenzphänomene zwischen heimischen und invasiven Makrophytenarten oder zwischen Makrophyten und Algen besser zu verstehen und Verschiebungen in der Vegetationszusammensetzung besser erklären und modellieren zu können) bis hin zu praxisorientierten Ansätzen (etwa die Rekonstruktion natürlicher Verhältnisse in Gewässern mit Hilfe historischer Belege oder die Weiterentwicklung quantitativen Auswerteverfahren zur Verbesserung des Aussageniveaus als biologische Qualitätskomponente in der EU-Wasserrahmenrichtlinie). Es wäre durchaus lohnend, diesem Teil der Süßwasser-Ökosysteme wieder mehr Aufmerksamkeit zu widmen.

Danksagung

Am Zustandekommen dieses Artikels haben vor allem Anteil

- Frau E. Wöss, die es angeregt hat, dieses Fachgebiet in der nötigen Komplexität darzustellen, selbst in der äußerst kurzen dafür verfügbaren Zeitspanne,
- Herr G. A. Janauer, der in vielen Jahren und bei vielen Diskussionen und gemeinsamen Unternehmen im Freiland eine umfassende Sicht auf das Fachgebiet vermittelt hat und stets offen für Randthemen war und ist, wobei sich der Bogen von taxonomischen und chorologischen bis hin zu standörtlich-gewässermorphologischen Teilgebieten spannt,
- sowie viele Kollegen und Studierende, die mit vielerlei Fragen, Anregungen, Diskussionen und Literaturhinweisen zur vielschichtigen Betrachtung des Fachgebietes beigetragen haben mögen.

Zusammenfassung

Am oder im Wasser wachsende Pflanzen sind in vielfältiger Weise den spezifischen Eigenschaften des flüssigen Mediums ausgesetzt, die sich zumeist als Stressfaktoren auswirken, und sie entwickeln spezielle morphologisch-anatomische, physiologische, reproduktions- und verbreitungsbiologische Anpassungen an diese Gegebenheiten. In diesem Artikel wird, nach einem Abriss über die Gliederungsansätze der Süßwasserflora, eine Übersicht über diese Anpassungsstrategien und deren Auswirkungen auf die Pflanzen und das Ökosystem gegeben. Diese reichen von Ökosystemleistungen über areal- und vegetationskundliche Aspekte bis hin zur Bedeutung der Gewässervegetation für das Landschaftsbild, den Naturschutz und für die ökologische Qualität der Gewässerlebensräume im Sinne der Europäischen Wasserrahmenrichtlinie, wobei der Stand der Bearbeitungsmethoden und aktuelle Forschungsansätze aufgezeigt werden.

10. Literatur

ADAMEC L. & J.P. ONDOK (1992): Water alkalization due to photosynthesis of aquatic plants: the dependence on total alkalinity. — Aquatic Bot. **43**: 93-98.

AGASSIZ L. & J.E. CABOT (1850): Lake Superior: Its Physical Character, Vegetation, and Animals, Compared with Those of Other and Similar Regions. — Gould, Kendall and Lincoln, 428 pp.

ALBAYRAK I., NIKORA V., MILER O. & M. O'HARE (2012): Flow-plant interactions at a leaf scale: effects of leaf shape, serration,

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

roughness and flexural rigidity. — Aquat. Sci. **74**: 267-286.

BAATTRUP-PEDERSEN A., MADSEN T.V., RIIS T. & G. CAVALLI (2013): Photosynthetic performance of submerged macrophytes from lowland stream and lake habitats with contrasting CO_2 availability. — New Phytologist **198**: 1135-1142.

BAGELLA S., PERUZZI L., CARIA M.C. & R. FILIGHEDDU (2014): Unraveling the taxonomy and nomenclature of *Isoetes histrix* BORY species complex (Isoetaceae, Lycopodiidae). — Turkish Journal of Botany, in press. DOI: 10.3906/bot-1404-121.

BARKO J.W. & G.J. FILBIN (1983): Influences of light and temperature on chlorophyll composition in submersed freshwater macrophytes. — Aquatic Bot. **15**: 249-255.

BERENT L. & V.M. HOWARD (2012): *Glyceria maxima*. — USGS Nonindigenous Aquatic Species Database, Gainesville, FL. http://nas.er.usgs.gov/queries/GreatLakes/SpeciesInfo.asp?NoCache=11%2F12%2F2012+2%3A54%3A23+PM&SpeciesID=1120&State=&HUCNumber=DGreatLakes. Revision Date: 8/22/2012.

BOWES G., RAO S.K., ESTAVILLO G.M. & J.B. REISKIND (2002): C4 mechanisms in aquatic angiosperms: comparison with terrestrial C4 systems. — Functional Plant Biology **29**: 379-392.

BRÄNDLE R. & R.M.M. CRAWFORD (1987): Rhizome anoxia tolerance and habitat specialization in wetland plants. — In: CRAWFORD R.M.M. (ed.), Plant life in aquatic and amphibious habitats, Blackwell Sci. Publ., Oxford, pp. 397-410.

BRAUN A.C.H. (1864): Bemerkungen über die *Isoëtes*-Arten der Insel Sardinien nebst allgemeinen Bemerkungen über die Gattung *Isoëtes*. — Monatsber. Königl. Akad. Wiss. Berlin für **1863**: 554-624.

BRAUN-BLANQUET J. (1928): Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. — Springer-Verlag Berlin, 330 pp. (als 3. Auflage 1964 bei Springer Verlag, Wien, 865 pp. letztmalig herausgegeben).

BRÖNMARK C. & S.E.B. WEISNER (1992): Indirect effects of fish community structure on submerged vegetation in shallow, eutrophic lakes: an alternative mechanism. — Hydrobiologia **243/244**: 293-301.

CAFFREY J.M. & C. MONAHAN (2006) Control of *Myriophyllum verticillatum* L. in Irish canals by turion removal. — Hydrobiologia **570**: 211-215.

CASPER S.J. & H.D. KRAUSCH (1980): *Pteridophyta* und *Anthophyta*, Teil 1 — In: ETTL H., GERLOFF J. & H. HEYNIG, Süßwasserflora von Mitteleuropa, Bd. 23. G. Fischer Verlag, Stuttgart, New York, 403 pp.

CASPER S.J. & H.D. KRAUSCH (1981): *Pteridophyta* und *Anthophyta*, Teil 2 — In: ETTL H., GERLOFF J. & H. HEYNIG, Süßwasserflora von Mitteleuropa, Bd. **24**. G. Fischer Verlag, Stuttgart, New York: 542 pp.

COOK C.D.K. (1966a): A monographic study of *Ranunculus* subgen. *Batrachium* (DC.) A. GRAY. — Mitt. Bot. Staatssammlung München **6**: 47-237.

COOK C.D. K. (1966b): Studies in *Ranunculus* subgen. *Batrachium* (DC.) A. GRAY. III. *Ranunculus hedraceus* L. and *R. omiophyllus* TEN. — Watsonia **6**: 246-259.

DAHLGREN G. & L. SVENSSON (1994): Variation in leaves and petals of *Ranunculus* subgenus *Batrachium* on the Aegean Islands, analysed by multivariate analysis. — Bot J. Linn Soc. **14**: 253-270.

DAS S.C. & N. TANAKA (2007): The effects of breaking or bending the stems of two rhizomatous plants, *Phragmites australis* and *Miscanthus sacchariflorus*, on their communities. — Landscape and Ecological Engineering **3**: 131-141.

DEN HARTOG C. & S. SEGAL (1964): A new classification oft the water-plant communities. — Acta Bot Neerl. **13**: 367-393.

DENK T., GRIMSSON F., ZETTER R. & L.A. SIMONARSON (2011): Late cainozoic floras of Iceland. — In LANDMANN N. H. & P. J. HARRIES (eds.) Topics in geobiology, Springer, 592 pp.

DIBBLE E.D. & F. MAYER PELICICE (2010): Influence of aquatic plant-specific habitat on an assemblage of small neotropical floodplain fishes. — Ecol. Freshwater Fish **19**: 381-389.

DÖNMEZ A.A. (2003): *Ranunculus kastamonuensis* sp. nov. (Ranunculaceae) from Turkey. — Nord. J. Bot. **22**: 219-222.

DU RIETZ G.E. (1921): Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. — Dissertation, Univ. Uppsala.

DU RIETZ G.E. (1930): Vegetationsforschung auf soziations-analytischer Grundlage. — Handb. Biol. Arbeitsmethoden **11**: 293-480.

ELLENBERG H. & D. MÜLLER-DOMBOIS (1967): A key to RAUNKIER plant life forms with revised subdivisions. — Ber. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel, Zürich **37**: 56-73.

ELLENBERG H., WEBER H.E., DÜLL R., WIRTH V., WERNER W. & D. PAULIßEN (1991): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. — Scripta Geobotanica **18**, 3. Auflage, Göttingen, Erich Göltze, 248 pp., ISBN 3-88452-518-522.

ELLENBERG H. & C. LEUSCHNER (2010): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. — UTB, 1334 pp., 716 fig., 203 tab., ISBN 978-3-8252-8104-5.

ENGLMAIER P. (1985): Morphologie, Areal und Vergesellschaftung von *Callitriche obtusangula* LEGALL im niederösterreichischen Donauraum. — Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich **123**: 43-50.

ENGLMAIER P. (2014): Historische Nachweise von *Ranunculus fluitans* in Bozen und Rückschlüsse auf Flusstyp, Habitateigenschaften und Regulierungsfolgen am Etsch-Eisack-Zusammenfluss. — 8. Tagung „Zoologische und botanische Forschung in Südtirol" am Naturmuseum Südtirol, Bozen, p. 22-23.

FEILER U., KREBS F. & P. HEININGER (2006): Aquatic plant bioassays used in the assessment of water quality in German rivers. — Hydrobiologia **570**: 67-71.

FIGUEROLA J., GREEN A.J. & L. SANTAMARÍA (2003): Passive internal transport of aquatic organisms by waterfowl in Doñana, south-west Spain. — Global Ecology & Biogeography **12**: 427-436.

FISCHER M.A., OSWALD K. & W. ADLER (2008): Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol. - 3: Aufl. — Linz: Land Oberösterreich, Biologiezentrum der oö. Landesmuseen, 1392 pp.

FOREL F.A. (1892-1904): Le Léman. Monographie limnologique. 1. Band 1892, 543 pp., 2. Band 1895, 651 pp., 3. Band 1904, 715 pp. — F. Rouge & Cie., Librairie de l'Universite, Lausanne.

GAMS H. (1918): Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. — Vierteljahresschrift der Naturforsch. Ges. Zürich **63**: 293-493.

GESSNER F. (1955): Hydrobotanik: die physiologischen Grundlagen der Pflanzenverbreitung im Wasser. Band 1 Energiehaushalt. — Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin, 517 pp.

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

GESSNER F. (1959): Hydrobotanik: die physiologischen Grundlagen der Pflanzenverbreitung im Wasser, Band 2 Stoffhaushalt — Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin, 701 pp.

GRADMANN R. (1941): Methodische Grundfragen und Richtungen der Pflanzensoziologie. — Repert. spec. nov. (Fedde), Beih. **131**, 41 pp.

GREEN A.J., JENKINS K.M., BELL D., MORRIS P.J. & R.T. KINGSFORD (2008): The potential role of waterbirds in dispersing invertebrates and plants in arid Australia. — Freshwater Biol. **53**: 380-392.

GROSS E.M., HILT S., LOMBARDO P. & G. MULDERIJ (2007): Searching for allelopathic effects of submerged macrophytes on phytoplankton – state of the art and open questions. — Hydrobiologia **584**: 77-88.

GUTOWSKI A., VAN DE WEYER K., HOFMANN G. & A. DOEGE (2011): Makrophyten und Phytobenthos: Indikatoren für den ökologischen Gewässerzustand. — Sächsisches Landesamt für Umwelt, Landwirtschaft und Geologie, Referat Oberflächen- und Grundwasser, Dresden, 188 pp.

HAGSTRÖM J.O. (1916): Critical researches on the *Potamogetons*. — Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. **55**: 1-281.

HASLAM S.M. & P.A. WOLSELEY (2014): River plants of Western Europe: the macrophytic vegetation of watercourses of the European Economic Community. — Cambridge University Press, 528pp, ISBN 9781107634671.

HAURY J., PELTRE M.C., TREMOLIERES M., BARBE J., THIEBAUT G., BERNEZ I., DANIEL H., CHATENET P., HAAN-ARCHIPOF G., MULLER S., DUTARTRE A., LAPLACE-TREYTURE C., CAZAUBON A. & E. LAMBERT-SERVIEN (2006): A new method to assess water trophy and organic pollution – the Macrophyte Biological Index for Rivers (IBMR): its application to different types of river and pollution. — Hydrobiologia **570**: 153-158.

HEJNY S. (1960): Ökologische Charakteristik der Wasser- und Sumpfpflanzen in den slowakischen Tiefebenen (Donau- und Theißgebiet). — Slowak. Akad. Wiss., Bratislava, 487 pp.

HILT S. (2006): Recovery of *Potamogeton pectinatus* L. stands in a shallow eutrophic lake under extreme grazing pressure. — Hydrobiologia **570**: 95-99.

HOHLA M. (2011): Zwei Funde der Kleinen Seerose (*Nymphaea candida*) sowie weitere Beiträge zur Kenntnis der Flora von Oberösterreich. — Stapfia **95**: 141-161.

HOMORÓDI K., JÓZSA J., KRÁMER T., CIRAOLO G. & C. NASELLO (2012): Identifying wave and turbulence components in wind-driven shallow basins. — Periodica polytechnic, Civil Engineering **56**: 87-95.

HORPPILA J. & L. NURMINEN (2003): Effects of submerged macrophytes on sediment resuspension and internal phosphorus loading in Lake Hiidenvesi (southern Finland). — Water Research **37**: 4468-4474.

HUTCHINSON G.E. (1975): A treatise on limnology, vol. III, Limnological botany. — Wiley & sons, New York, 660 pp.

IRANSHAR M. & K.H. RECHINGER (1992): Flora Iranica 171 Ranunculaceae. — Graz. Akademische Druck- und Verlagsanstalt, p. 195-196, tab. 190.

IVERSEN J. (1936): Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur ökologischer Charakterisierung und Anordnung der Pflanzengesellschaften. (Dissertation, Univ. Kopenhagen). — Meddelelser fra Skalling-laboratoriet 4, Levin & Munksgaard, København.

JANAUER G.A. & P. ENGLMAIER (1986): The effects of emersion on soluble carbohydrate accumulations in *Hippuris vulgaris* L. — Aquatic Bot. **24**: 241-248.

JANAUER G.A., ZOUFAL R., CHRISTOF-DIRRY P. & P. ENGLMAIER (1993): Neue Aspekte der Charakterisierung und vergleichenden Beurteilung der Gewässervegetation. — Berichte Institut für Landschafts- und Pflanzenökologie, Univ. Hohenheim **2**: 59-70.

JANAUER G.A. & E. HEINDL (1998): Die Schätzskala nach Kohler: Zur Gültigkeit der Funktion $f_{(x)} = ax^3$ als Maß für die Pflanzenmenge von Makrophyten. — Verh. Zool.-Bot. Ges. Österr. **135**: 117-128.

JANAUER G.A. (2002): Water Framework Directive, European Standards and the Assessment of Macrophytes in Lakes: A Methodology for Scientific and Practical Application. — Verh. Zool.-Bot. Ges. Österr. **139**: 143-147.

JANES R.A., EATON J.W. & K. HARDWICK (1996): The effects of floating mats of *Azolla filiculoides* LAM. and *Lemna minuta* KUNTH on the growth of submerged macrophytes. — Hydrobiologia **340**: 23-26.

JASSER I. (1995): The influence of macrophytes on a phytoplankton community in experimental conditions. — Hydrobiologia **306**: 21-32.

JONES J.I. (2005): The metabolic cost of bicarbonate use in the submerged plant *Elodea nuttallii*. — Aquatic Bot. **83**: 71-81.

JONES J. I., K. HARDWICK, AND J. W. EATON (1996): Diurnal carbon restrictions on the photosynthesis of dense stands of *Elodea nuttallii* (PLANCH.) ST. JOHN. — Hydrobiologia **340**: 11-16.

JONIAK T., KUCZYNSKA-KIPPEN N. & B. NAGENGAST (2007): The role of aquatic macrophytes in microhabitatual transformation of physical-chemical features of small water bodies. — Hydrobiologia (2007) **584**: 101-109.

KEELEY J.E., MATHEWS R.P. & C. MILLER-WALKER (1983): Diurnal acid metabolism in *Isoetes howellii* from a temporary pool and a permanent lake. — Amer. J. Bot. **70**: 854-857.

KLAASSEN M. & B.A. NOLET (2007): The role of herbivorous water birds in aquatic systems through interactions with aquatic macrophytes, with special reference to the Bewick's Swan – Fennel Pondweed system. — Hydrobiologia **584**: 205-213.

KOCH E.W. (2001): Beyond Light: Physical, Geological, and Geochemical Parameters as Possible Submersed Aquatic Vegetation Habitat Requirements. — Estuaries **24**: 1-17.

KOHLER A. (1978): Methoden der Kartierung von Flora und Vegetation von Süßwasserbiotopen. — Landschaft und Stadt **10**: 23-85.

KOHLER A. & G.A. JANAUER (1995): Zur Methodik der Untersuchung von aquatischen Makrophyten in Fließgewässern. — In STEINBERG C., BERNHARDT H. & H. KLAPPER (eds), Handbuch Angewandte Limnologie. Landsberg am Lech, Ecomed, VIII-1.1.3.: 1-22.

KÖRNER S. & A. NICKLISCH (2002): Allelopathic growth inhibition of selected phytoplankton species by submerged macrophytes. — J. Phycol. **38**: 862-871.

KOWARIK I. (2010): Biologische Invasionen: Neophyten und Neozoen in Mitteleuropa. 2. Aufl. — Ulmer, Stuttgart, 492 pp.

KRECHETOVICH V.I. (1937): *Batrachium*. — In: KOMAROV V.L. & B.K. ŠIŠKIN (eds), Flora SSSR **7**: 335-350. Botanical Institute of the Academy of Sciences of the U.S.S.R. Moscow & Leningrad.

LONDO G. (1974): The decimal scale for relevés of permanent quadrats. — In: KNAPP R. (ed.), Sampling methods in vege-

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

tation science, p. 45-49. W. Junk Publishers, The Hague/Boston/London.

Losee R.F. & R.C. Wetzel (1993): Littoral flow rates within and around submersed macrophyte communities. — Freshwater Biol. **29**: 7-17.

Luther H. (1949): Vorschlag zu einer ökologischen Grundeinteilung der Hydrophyten. — Acta Bot Fenn. **44**: 1-15.

Maberly S.C. & T.V. Madsen (2002a): Freshwater angiosperm carbon concentrating mechanisms: processes and patterns. — Functional Plant Biol. **29**: 393-405.

Maberly S.C. & T.V. Madsen (2002b): Use of bicarbonate ions as a source of carbon in photosynthesis by *Callitriche hermaphroditica*. — Aquatic Bot. **73**: 1-7.

Mader E., van Vierssen W. & K. Schwenk (1998): Clonal diversity in the submerged macrophyte *Potamogeton pectinatus* L. inferred from nuclear and cytoplasmic variation. — Aquatic Bot. **62**: 147-160.

Madsen T.V. & S.C. Maberly (1991): Diurnal variation in light and carbon limitation of photosynthesis by two species of submerged freshwater macrophytes with a differential ability to use bicarbonate. — Freshwater Biol. **26**: 175-187.

Madsen T.V., Maberly S.C. & G. Bowes (1996): Photosynthetic acclimation of submersed angiosperms to CO_2 and HCO_3. — Aquatic Bot. **53**: 15-30.

Madsen T.V. & K. Sand-Jensen (1991): Photosynthetic carbon assimilation in aquatic macrophytes. — Aquatic Bot. **41**: 5-40.

Mäkirinta U. (1978): Ein neues ökomorphologisches Lebensformen-System der aquatischen Makrophyten. —Phytocoenologia **4**: 446-470.

Mayer Pelicice F., Thomaz S.M. & A.A. Agostinho (2008): Simple relationships to predict attributes of fish assemblages in patches of submerged macrophytes. — Neotropical Ichthyology **6**: 543-550.

Meilinger P. (2003): Makrophyten als Bioindikatoren zur leitbildbezogenen Bewertung von Fließgewässern. Ein Beitrag zur Umsetzung der EG-Wasserrahmenrichtlinie. — Dissertation TU München/Weihenstephan, 128 pp, 40 Beil.

Meilinger P., Schneider S. & A. Melzer (2005): The Reference Index method for the macrophyte-based assessment of rivers – a contribution to the implementation of the European Water Framework Directive in Germany. — Internat. Rev. Hydrobiol. **90**: 322-342.

Melzer A. (1988): Der Makrophytenindex – Eine biologischen Methode zur Beurteilung der Nährstoffbelastung von Seen. — Habilitationsschrift TU München, 249 pp.

Melzer A. & E. Rothmeyer (1983): Die Auswirkung der Versauerung der beiden Arberseen im Bayrischen Wald auf die Makrophyenvegetation. — Ber. Bay. Bot. Ges. **54**: 9-18.

Melzer A. & S. Schneider (2001): Submerse Makrophyten als Indikatoren der Nährstoffbelastung von Seen. — In Steinberg C., Bernhardt H. & H. Klapper (eds), Handbuch Angewandte Limnologie. Landsberg am Lech, Ecomed, VIII-1.2.**1**: 1-14.

Miler O., Albayrak I., Nikora V. & M. O'Hare (2011): Biomechanical properties of submerged freshwater macrophytes – implications for plant reconfiguration and adaptation to hydraulic habitats. — Ecohydraulics: linkages between hydraulics, morphodynamics and ecological processes in rivers. Euromech Colloquium 523, Clermont-Ferrand: 165-170.

Miler O., Albayrak I., Nikora V. & M. O'Hare (2012): Biomechanical properties of aquatic plants and their effects on plant–flow interactions in streams and rivers. — Aquat. Sci. **74**: 31-44.

Miler O., Albayrak I., Nikora V. & M. O'Hare (2014): Biomechanical properties and morphological characteristics of lake and river plants: implications for adaptations to flow conditions. — Aquat. Sci. **76**: 465-481.

Mitchell S. & M.R. Perrow (1998): Interactions Between Grazing Birds and Macrophytes. — Ecological Studies **131**: 175-196.

Mohrig W. (1969): Die Culiciden Deutschlands. Untersuchungen zur Taxonomie, Biologie und Ökologie der einheimischen Stechmücken. — Parasitologische Schriftenreihe 18. Gustav Fischer Verlag, Jena, Germany, 260 pp.

Mulderij G., van Nesc E.H. & E. van Donk (2007): Macrophyte–phytoplankton interactions: The relative importance of allelopathy versus other factors. — Ecological modelling **204**: 85-92.

Mulderij G., Mau B., van Donk E. & E. M. Gross (2007): Allelopathic activity of *Stratiotes aloides* on phytoplankton – towards identification of allelopathic substances. — Hydrobiologia **584**: 89-100.

Naqinezhad A., Noroozi J. & P. Englmaier (2014): First evidence of a heterophyllous water cocksfoot (*Ranunculus peltatus* Schrank) in Iran and its phytogeographical consequences. — In Vorbereitung.

Ostendorp W. (1995): Estimation of mechanical resistence of lakeside *Phragmites* stands. — Aquatic Bot. **51**: 87-101.

Ozimek T. (2006): The possibility of submerged macrophyte recovery from a propagule bank in the eutrophic lake Mikolajskie (North Poland). — Hydrobiologia **570**: 127-131.

Padial A.A., Thomaz S. M. & A.A. Agostinho (2009): Effects of structural heterogeneity provided by the floating macrophyte *Eichhornia azurea* on the predation efficiency and habitat use of the small Neotropical fish *Moenkhausia sanctaefilomenae*. — Hydrobiologia **624**: 161-170.

Pall K. & V. Mayerhofer (2009): Leitfaden zur Erhebung der biologischen Qualitätselemente Teil A4 Makrophyten. — Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Umwelt und Wasserwirtschaft, Wien. ISBN: 978-3-85174-062-2, 64 pp.

Parolly G. & Ö. Eren (2007): Contributions to the flora of Turkey, 2. — Willdenowia **37**: 243-271.

Passarge H. (1992): Mitteleuropäische Potamogetonetea I. — Phytocoenologia **20**: 489-527.

Passarge H. (1994): Mitteleuropäische Potamogetonetea II. — Phytocoenologia **24**: 337-367.

Passarge H. (1996): Mitteleuropäische Potamogetonetea III. — Phytocoenologia **26**: 129-177.

Passauer B., Meilinger P., Melzer A. & S. Schneider (2002): Beeinflusst die Strukturgüte von Fließgewässern das Vorkommen von Makrophyten? — Acta Hydrochim. Hydrobiol. **30**(4): 197-206.

Pierini S.A. & S.M. Thomaz (2004): Effects of inorganic carbon source on photosynthetic rates of *Egeria najas* Planchon and *Egeria densa* Planchon (Hydrocharitaceae). — Aquatic Bot. **78**: 135-146.

Pot R. (1996): Monitoring watercourse vegetation, a synecological approach to dynamic gradients. — Hydrobiologia **340**: 59-65.

Pott R. & D. Remy (2000): Gewässer des Binnenlandes. Ökosys-

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

teme Mitteleuropas aus geobotanischer Sicht. — Ulmer, Stuttgart, 255 pp. ISBN: 3800131579.

PRESTON C.D. (1995): Pondweeds of Great Britain and Ireland. — BSBI Handbook no. **8**, BSBI, London.

PROCHAZKA F. (2000): Quillwort species in the Czech Bohemian Forest (Sumava Mts.) – fables and reality. —Silva Gabreta **5**: 83-92.

QUEZEL P. (1998): La végétation des mares transitoires à *Isoetes* en région méditerranéenne, intérêt patrimonial et conservation. — Ecologia Mediterranea 24: 111-117.

RAUNKIÆR C.C. (1903): Anatomical *Potamogeton*-studies and *Potamogeton fluitans*. — Bot. Tidsskr. **25**: 253-280.

RAUNKIÆR C.C. (1905): Types biologiques pour la géographie botanique. — Bulletin Academy of Royal Science (Denmark) **5**: 347-437.

RAVEN J.A. & W.J. LUCAS (1985): Energy costs of carbon acquisition. — In: LUCAS W.J. & J.A. BERRY (eds), Inorganic Carbon Uptake by Aquatic Photosynthetic Organisms. American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD, USA, pp. 305-324.

REUTER L. (1948): Die Protoplasmatik der Schließzellen von Schwimmpflanzen. I. Die Schließzellen von *Lemma minor*. — Phyton, Ann. Rei Bot. **1**: 76-79.

ROSSMANN J. (1854): Beiträge zur Kenntniss der Wasserhahnenfüsse, *Ranunculus* sect. *Batrachium*. —J. Ricker, Giessen, 62 pp.

ROTTENSTEINER W. (2014): Exkursionsflora von Istrien. — Verlag des Naturwissenschaftlichen Vereins für Kärnten, ISBN 978-3-85328-067-6, 1014 pp.

SANTAMARÍA L. (2002): Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. — Acta Oecologica **23**: 137-154.

SAVOLAINEN V., CHASE M.W., HOOT S.B., MORTON C.M., SOLTIS D.E., BAYER C., FAY M.F., DE BRUIJN A.Y., SULLIVAN S. & Y.L. QUI (2000): Phylogenetics of flowering plants based on combined analysis of plastid atpB and rbcL gene sequences. — Syst. Biol. **49**: 306-362.

SCHNEIDER S. & A. MELZER (2003): The Trophic Index of Macrophytes (TIM) – a New Tool for Indicating the Trophic State of Running Waters. — Internat. Rev. Hydrobiol. **88**: 49-67.

SCHNEIDER S. & A. MELZER (2004): Sediment and water nutrient characteristics in patches of submerged macrophytes in running waters. — Hydrobiologia **527**: 195-207.

SCHNEIDER S., SCHRANZ C. & A. MELZER (2000): Indicating the trophic state of running waters by submersed macrophytes and epilithic diatoms – exemplary implementation of a new classification of taxa into trophic classes. — Limnologica **30**: 1-8.

SCHORER A., SCHNEIDER S. & A. MELZER (2000): The Importance of Submerged Macrophytes as Indicators for the Nutrient Concentration in a Small Stream (Rotbach, Bavaria). — Limnologica **30**: 351-358.

SCHRÖTER C. & O. KIRCHNER (1902): Die Vegetation des Bodensees II. Bodensee-Forschungen 9. — Schriften des Vereins für Geschichte des Bodensees und seiner Umgebung **31**: 1-86.

SCHUYLER A.E. (1984): Classification of Life Forms and Growth Forms of Aquatic Macrophytes. — Bartonia **50**: 8-11.

SCHWIEGER F. (2002): Wasserpflanzen in Fließgewässern des niedersächsischen Elbegebietes. Darstellung und Auswertung floristischer Befunde. — Niedersächsischer Landesbetrieb für Wasserwirtschaft und Küstenschutz, Schriftenreihe Bd. **6**, 76pp.

SEGAL S. (1970): Strukturen und Wasserpflanzen. — In TÜXEN R. (ed.), Gesellschaftsmorphologie (Strukturforschung). Den Haag, p. 157-171.

SMITH T.M. & R.L. SMITH (2012): Elements of Ecology, 8. ed. — San Francisco, Benjamin Cummings, 704 pp.

SOLTIS D.E., SOLTIS P.S., CHASE M.W., MORT M.E., ALBACH D.C., ZANIS M., SAVOLAINEN V., HAHN W.H., HOOT S.B., FAY M.F., AXTELL M., SWENSEN S.M., PRINCE L.M., KRESS W.J., NIXON K.C. & J.S. FARRIS (2000): Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, rbcL and atbB sequences. — Bot. J. Linn. Soc. **133**: 381-461.

SØNDERGAARD M., BRUUN L., TLAURIDSEN., JEPPESEN E. & T.V. MADSEN 1996): The impact of grazing waterfowl on submerged macrophytes: In situ experiments in a shallow eutrophic lake. — Aquat. Bot. **53**: 73-84.

SONNBERGER B. (2013): Anmerkungen zum Sippenkomplex um *Ranunculus penicillatus* ssp. *pseudofluitans* im Allgäu. — Ber. Bay. Bot. Ges. **83**: 143-150.

SPAŁEK K. & J. PROCKOW (2011): Karst springs as habitats for rare and protected plant species: a new inland locality of a halophyte plant *Batrachium baudotii* (Ranunculaceae) in a karst spring in Central Europe. — Journal of Cave and Karst Studies **73**: 158-162.

SPATZ H.C. & T. SPECK (1995): Mechanische Eigenschaften von Hohlrohren am Beispiel von Gräsern. — In: NACHTIGALL W. (ed.), Biona Report 9 –Technische Biologie und Bionik. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart, Jena, New York: 91-132.

SPENCE D, H. N. (1982): The zonation of Plants in Freshwater Lakes. — Advances in Ecological Research **12**: 37-125.

STEFFEN K. (2013): Habitat ecology and long-term development of the macrophyte vegetation of north-west German streams and rivers since the 1950. — Dissertation Univ. Göttingen, 131 pp.

STEFFEN K., BECKER T., HERR W. & C. LEUSCHNER (2013): Diversity loss in the macrophyte vegetation of northwest German streams and rivers between the 1950s and 2010. — Hydrobiologia **713**: 1-17.

STELZER D. (2003): Makrophyten als Bioindikatoren zur leitbildbezogenen Seenbewertung – Ein Beitrag zur Umsetzung der Wasserrahmenrichtlinie in Deutschland. — Dissertation TU München/Weihenstephan, 141 pp.

STELZER D., SCHNEIDER S. & A. MELZER (2005): Macrophyte based assessment of lakes – a contribution to the implementation of the European Water Framework Directive in Germany. — Internat. Rev. Hydrobiol. **90**: 223-237.

STREITBERG H. (1954): Über die Heterophyllie bei Wasserpflanzen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Bedeutung für die Systematik. — Flora **141**: 567-597.

THIEBAUT G., TIXIER G., GUEROLD F. & S. MULLER (2006):Comparison of different biological indices for the assessment of river quality: Application to the upper river Moselle (France). — Hydrobiologia **570**: 159-164.

THUNMARK S. (1931): Der See Fiolen und seine Vegetation. — Acta Phytogeogr. Suec., Uppsala **2**: 1-198.

TODESKINO D., WIEGLEB G. & D. WOLTERS (1994): Korrelation zwischen Bruchfestigkeit und Vitalität bei Halmen von *Phragmites australis* und Ableitung von Zielvorstellungen zum Röhrichtschutz. — Aktuelle Reihe/ Brandenburgische Tech-

© Biologiezentrum Linz, Austria; download www.biologiezentrum.at

nische Universität Cottbus, Fakultät Umweltwissenschaften und Verfahrenstechnik Bd. **1994**/1, 28 pp.

TREMP H. (2001): Standörtliche Differenzierung der Vorkommen von *Elodea canadensis* MICHX. und *Elodea nuttallii* (PLANCH.) St. JOHN in Gewässern der badischen Oberrheinebene. — Ber. Inst. Landschafts- Pflanzenökologie Univ. Hohenheim **10**: 19-32.

VAN DE WEYER K. & C. SCHMIDT (2007): Bestimmungsschlüssel für die aquatischen Makrophyten (Gefäßpflanzen, Armleuchteralgen und Moose) in Deutschland. — Potsdam, Ministerium für Ländliche Entwicklung, Umwelt und Verbraucherschutz des Landes Brandenburg, 128 pp.

VAN DONK E. & W. J. VAN DE BUND (2002): Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. — Aquatic Bot. **72**: 261-274.

VEPSÄALÄAINEN K. & O. JÄRVINEN (1974): Habitat utilization of *Gerris argentatus* (*Heteroptera: Gerridae*). — Entomol. Scand. **5**: 189-195.

VIVIAN-SMITH G. & E.W. STILES (1994): Dispersal of salt marsh seeds on the feet and feathers of waterfowl. —Wetlands **14**: 316-319.

WEBER J.A. & L.D. NOODEN (2005): The causes of sinking and floating in turions of *Myriophyllum verticillatum*. — Aquat. Bot. **83**: 219-226

WERTH W. (1987): Ökomorphologische Gewässerbewertung in Oberösterreich (Gewässerzustandskartierungen). — Österr. Wasserwirtschaft **39**: 122-128

WESTLAKE D.F. (1967): Some effects of low-velocity currents on the metabolism of aquatic macrophytes. — J. Exp. Bot. **18**: 187-205.

WESTLAKE D.F. (1982): The primary productivity of water plants. — In: SYMOENS J.J., HOOPER & P. COMPERE (eds), Studies on aquatic vascular plants. Roy. Bot. Soc. Belgique, Bruxelles: 165-180pp.

WETZEL R.G. (2001): Limnology. Lake and River Ecosystems. — Academic Press, 1006 pp.

WHITTAKER R.R. (1962): Classification of natural communities. — The Botanical Review **28**: 1-239.

WIEGAND C. & J.C. STEVENSON (1997): Faciliation of phosphate assimilation by aquatic mycorrhizae of *Vallisneria americana* MICHX. — Hydrobiologia **342**/**343**: 35-41.

WIEGLEB G. (1982): Vegetations- und standortkundliche Untersuchungen an kleinen Fließgewässern in West-Niedersachsen. — Habilitationsschrift, Universität Oldenburg, 242pp.

WIEGLEB G. (1988): Analysis of Flora and Vegetation in Rivers: Concepts and Applications. — In SYMOENS J.J. (ed.), Vegetation of inland waters. Handbook of vegetation science **15**: 311-340, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Nederlands.

WIEGLEB G. (1991): Die Lebens- und Wuchsformen der makrophytischen Wasserpflanzen und deren Beziehungen zur Ökologie, Verbreitung und Vergesellschaftung der Arten. — Tuexenia **11**: 135-147.

WIEGLEB G. & Z. KAPLAN (1998): An Account of the Species of *Potamogeton* L. (Potamogetonaceae). — Folia Geobot. **33**: 241-316.

WIEGLEB G., BRÖRING U., FILETTI M., BRUX H. & W. HERR (2014): Long-term dynamics of macrophyte dominance and growth form types in two north-west German lowland streams. — Freshwater Biology **59**: 1012-1025.

WILLIAMS F.N. (1908): Critical studies of *Ranunculus aquatilis* L. var. . — J. Bot. (London) **46**: 11-22, 44-52.

ZITTRA C. (2013) Species inventory, ecology and seasonal distribution patterns of Culicidae (Insecta: Diptera) in the National Park Donau-Auen. — Wissenschaftliche Reihe Nationalpark Donau-Auen, Heft **28**, 79pp.

Anschrift des Verfassers:

Peter ENGLMAIER
Fakultät für Lebenswissenschaften, Universität Wien
Althanstraße 14
A-1090 Wien, Vienna, Austria
E-Mail: peter.franz.josef.englmaier@univie.ac.at